

**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**UNIDAD DE POSTGRADO**

**Análisis comunitario de la meiofauna metazoaria en  
sedimentos de la plataforma y talud continentales frente  
a Perú**

**TESIS**

**Para optar el Grado Académico de Magíster en Recursos Acuáticos  
con mención en Ecología Acuática**

**AUTOR**

**Víctor Hernán Aramayo Navarro**

**Lima – Perú**

**2015**

En mi mente estamos juntos aún, todos juntos.

Ahí no entrará nunca el tiempo.

## Agradecimientos

Deseo manifestar mi gratitud hacia los doctores Dimitri Gutiérrez y Juan Tarazona<sup>†</sup>, quienes han colaborado conmigo durante un largo, y muchas veces interrumpido, proceso de formación e investigación dentro de la ecología bentónica marina. Ambos investigadores fueron buenos ejemplos para mí, y de ambos sigo aprendiendo a través de la productiva interacción académica.

Agradezco también al Dr. Carlos Paredes, a quien he conocido como profesor (desde el pregrado) y como profesional. Yo asistí a poquísimas clases durante el pregrado, las del profesor Paredes y las del profesor Tarazona se cuentan entre estas. Agradezco la amabilidad y el apoyo del Dr. Paredes como asesor en la última etapa de este trabajo.

También va mi gratitud a las sugerencias, discusiones y comentarios sobre la identificación taxonómica complementaria de algunos organismos de la meiofauna metazoaria y protozoaria analizados en este trabajo. A los doctores Birger Neuhaus, (Grupo Kinorhyncha); Antonio Todaro (Grupo Gastrotricha); Tom Artois (Grupo Turbellaria); Carlos Neira (*Desmotersia levinae*) y finalmente a Michael Hesemann (Foraminifera.eu Project). Una emocionante actividad, la cual espero dé frutos en el corto y mediano plazo con nuevo material para la ciencia.

A mis amigos, Edgardo Enríquez (quien me enseñó los primeros pasos del análisis de la meiofauna bentónica en el laboratorio y fue principal colaborador en la obtención de muestras para este trabajo), Luis Quipúzcoa y Robert Marquina, todos del Laboratorio de Bentos Marino, Dirección de Oceanografía y Cambio Climático, del Instituto del Mar del Perú. Muchas cosas por agradecer cuando navegábamos, analizábamos, y en general todo el apoyo brindado.

A mis amigos y amigas de la maestría, por el tiempo que compartimos estudiando, discrepando, pensando. La felicidad y diversión que gocé por su compañía.

Y a los sucesos estocásticos que me llevaron, sin estar plenamente convencido (hay que decirlo), a cursar este postgrado. Por todo aquello que nunca imaginé vivir, la felicidad intensa, los nuevos caminos, los cambios intempestivos, la agradable compañía, la desconcentración, la sonrisa bonita, mi mejora personal...todo aquello que atesoro con detalles en mi mente.

Finalmente, toda mi gratitud para siempre, guarísmica, a mis padres Nelly y Víctor. Ésta tesis está dedicada especialmente a ellos, quienes estimularon con sus historias de vida, sin saberlo, mi gusto por el naturalismo (parcialmente desembocado en la biología). Además, por los buenos momentos que alegran mi mente, por su amor que me formó y protegió, por creer en mí desde siempre y embarcarse conmigo a algo nuevo y comprenderme.

---

† Recientemente, el Dr. Juan Tarazona, asesor original de esta tesis, nos dejó físicamente. Desconcierta su pronta partida. Logré conocerlo como un profesor agudo, inteligente, reflexivo y culto. Lamentaré y extrañaré mucho no poder interactuar más con él. A su memoria y en honor a él, también están puestos los alcances de este trabajo. A su tiempo brindado para dialogar, cavilar profundamente, discrepar con intensidad, pero con respeto, a su personal confianza, a todo eso también va mi agradecimiento para siempre.

## Índice

|   |            |
|---|------------|
| <b>Lista de Figuras</b>   | <b>i</b>   |
| <b>Lista de Tablas</b>  | <b>ii</b>  |
| <b>Resumen</b>  | <b>iii</b> |
| <b>Abstract</b>   | <b>iv</b>  |
| <br>  |            |
| <b>1. Introducción</b>  | <b>1</b>   |
| <b>2. Antecedentes</b>  | <b>3</b>   |
| <b>3. Hipótesis</b>   | <b>10</b>  |
| <b>3.1 Relación Diversidad-Ambiente</b>   | <b>10</b>  |
| <b>3.2 Densidad y Dominancia</b>  | <b>11</b>  |
| <b>4. Objetivos</b>   | <b>12</b>  |
| <b>5. Material y Métodos</b>  | <b>12</b>  |
| <b>5.1. Área de Estudio</b>   | <b>12</b>  |
| <b>5.2. Muestreo, procesamiento de las muestras y manejo de datos</b>                   | <b>14</b>  |
| <b>5.2.1. Conteo de organismos y modelos de abundancia</b>                              | <b>17</b>  |
| <b>5.3. Estimaciones de diversidad y equitabilidad</b>                                  | <b>22</b>  |
| <b>5.3.1. Identificación taxonómica y mediciones de riqueza</b>                         | <b>22</b>  |
| <b>5.3.2. Similaridad Comunitaria</b>   | <b>24</b>  |
| <b>5.4. Especies Dominantes y Discriminantes</b>  | <b>25</b>  |
| <b>5.5. Análisis de Ordenación</b>  | <b>26</b>  |
| <b>6. Resultados</b>  | <b>28</b>  |
| <b>6.1. Descripción de las Condiciones Oceanográficas</b>                               | <b>28</b>  |
| <b>6.1.1. Perfiles de Temperatura, Salinidad, Oxígeno Disuelto y Clorofila-<i>a</i></b> | <b>28</b>  |
| <b>6.2. Estructura Comunitaria de la Meiofauna</b>                                      | <b>41</b>  |
| <b>6.2.1. Composición de Grupos y Diversidad de la Meiofauna</b>                        | <b>41</b>  |

|   |           |
|---|-----------|
| <b>6.2.2. Análisis de Agrupación y Similaridad Comunitaria</b>  | <b>45</b> |
| <b>6.2.3. Dominancia en los Gradientes Latitudinal y Batimétrico</b>  | <b>53</b> |
| <b>6.2.4. Cambios Espaciales en la Densidad</b>   | <b>56</b> |
| <b>6.3. Factores Ambientales y su Influencia sobre la Comunidad Meiofaunal</b>  | <b>58</b> |
| <b>7. DISCUSIÓN</b>   | <b>62</b> |
| <b>7.1. Organización, complejidad y factores ambientales que afectan el funcionamiento de la comunidad meiofaunal</b> | <b>62</b> |
| <b>7.1.2. Patrones de densidad y dominancia</b>   | <b>66</b> |
| <b>7.2. Consideraciones ecológicas finales</b>  | <b>71</b> |
| <b>8. Conclusiones</b>  |           |

## **Referencias Bibliográficas**

## **Anexos**

**I. Muestreo oceanográfico. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo**

**II. Fotografías microscópicas de la meiofauna metazoaria identificada. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.**

**III. Tafocenosis de foraminíferos calcáreos recientes (meiofauna protozoaria) y sus rangos máximos de tamaño, hallados frente a Huacho (11º S). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.**

## **Lista de figuras**

**Figura 1.** Estaciones de muestreo de meiofauna frente a la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 2.** Estaciones de muestreo de meiofauna frente a Pisco (14° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 3.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G28 (Paita, ~ 5° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 4.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G24 (Huacho, ~ 11° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 5.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G23 (Callao, ~ 11° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 6.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G10 (Pisco, ~ 14° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 7.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G11 (Pisco, ~ 14° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 8.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G14 (Pisco, ~ 14° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 9.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G15 (Pisco, ~ 14° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 10.** Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G8 (Atico, ~ 17° LS). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 11.** Análisis de agrupamiento (A) y visualización espacial (B) sobre datos de densidad de la meiofauna en las estaciones de muestreo frente a la costa peruana. El valor de Stress fue aumentado (verificando la disposición espacial) para favorecer la visualización de los puntos. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 12.** Resultados del Análisis de Coordenadas Principales. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 13.** Dominancia acumulada vs. Rango de especies (taxones) identificados en el gradiente latitudinal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 14.** Dominancia acumulada vs. Rango de especies (taxones) identificados en el gradiente batimétrico. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 15.** Cambios latitudinales en la densidad meiofaunal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 16.** Cambios batimétricos en la densidad meiofaunal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Figura 17.** Resultados del Análisis de Componentes Principales. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.



## **Lista de Tablas**

**Tabla 1.** Información de las estaciones de muestreo. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 2.** Diversidad y densidad (Ind/10 cm<sup>2</sup>) de la meiofauna bentónica en las estaciones de muestreo frente a la costa peruana. H': Índice de Diversidad Shannon-Wiener, DS: Índice de Diversidad Simpson, J: Equitabilidad de Pielou, M: Índice de Diversidad de Margalef. Los morfotipos son indicados en numeración romana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 3.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Norte-Centro de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 4.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Norte-Sur de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 5.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Centro-Sur de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 6.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Superior-Inferior de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 7.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Superior-Medio de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 8.** Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Medio-Inferior de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 9.** Varianza de cada Componente Principal estimado. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

**Tabla 10.** Coeficientes de correlación de Spearman. Valores en rojo (Var. Ambiental vs. Var. Biológica) y azul (Var. Ambiental vs. Ambiental) son estadísticamente significativos a un valor de  $p < 0,05$ . Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

## **Resumen**

### **Análisis comunitario de la meiofauna metazoaria en sedimentos de la plataforma y el talud continentales frente a Perú**

El estudio de las comunidades bentónicas es crucial para la comprensión de la estructura y el funcionamiento del ecosistema marino. La meiofauna es un componente aún poco abordado desde la perspectiva de su aporte al metabolismo bentónico. Nosotros evaluamos los cambios comunitarios de la meiofauna metazoaria en ocho estaciones (plataforma y talud interceptados por una intensa zona de mínimo oxígeno) ubicadas a lo largo de un gradiente latitudinal (5°12' – 16°48' S) frente a Perú, agrupadas por sectores de la costa (Norte, Centro, Sur), mediante el análisis de testigos de sedimento (sección superficial, 0-1 cm) colectados entre los rangos discretos de 150 y 1000 m de profundidad, en el verano de 2007, durante la expedición danesa Galathea-3. A nivel espacial (cambios latitudinales y batimétricos), la comunidad meiofaunal está fuertemente dominada por los nemátodos (> 98 %) y minoritariamente repartida entre filos como Arthropoda, Cephalorhyncha o Turbellaria. Intraespecíficamente, la riqueza nematofaunal está dominada por familias como Chromadoridae, Desmodoridae y Oncholaimidae. El análisis de la varianza (Comparaciones Múltiples de Friedman) de las densidades muestra diferencias significativas a un nivel latitudinal ( $\chi^2 = 12,19$ ; (11);  $p < 0,01$ ), corroborado con una disimilaridad comunitaria (SIMPER) promedio máxima de 42,5 % (Norte vs Sur), pero no fue así a nivel batimétrico ( $\chi^2 = 2,36$ ; (11);  $p = 0,31$ ). Correlaciones de Spearman muestran que factores como el oxígeno ( $p = 0,62$ ) o el alimento ( $p = 0,48$ ) no mostraron influencia significativa ( $p < 0,05$ ) sobre los cambios poblacionales, pero sí la profundidad ( $p = 0,71$ ) como variable explicativa del poblamiento de algunos componentes de la meiofauna como los nemátodos. Es claro que existe una covarianza de factores modulando los cambios comunitarios de la meiofauna. Nuestro análisis sugiere un fuerte poblamiento de nemátodos adaptados a sedimentos reducidos (i.e. deficientes de oxígeno), especialmente en hábitats bentónicos ubicados en el núcleo de la zona de mínimo oxígeno ( $O_2 < 0,5$  ml/l) y también pone en evidencia la capacidad de diversificación dentro de este grupo metazoario bajo condiciones extremas y las implicancias de su actividad biológica sobre varios procesos del ecosistema.

**Palabras clave:** meiofauna, gradiente espacial, diversidad, Perú

## **Abstract**

### **Community analysis of metazoan meiofauna in slope and continental shelf sediments along Peruvian coast**

The study of benthic communities is a crucial step to understand the structure and functioning of marine ecosystems. The meiofauna is a benthic component still poorly studied from the perspective of the benthic metabolism. We assess the changes on the meiofauna metazoan community at eight stations (slope and continental shelf intercepted by an intense Oxygen Minimum Zone-OMZ) located along a latitudinal gradient (5°12' – 16°48' S) off Peru, by grouping them in Sectors (North, Central and South) and using sediment cores (0-1 cm), which were collected at discrete ranges between 150 and 1000 m depth, during the summer 2007, expedition Galathea-3. At a spatial level (latitudinal and bathymetric changes), meiofauna was strongly dominated by nematodes (>98%) and composed by less-commons Phyla such as Arthropoda, Cephalorhyncha or Turbellaria. Intra-specifically, nematode richness was dominated by the families Chromadoridae, Desmodoridae and Oncholaimidae. ANOVA results (Friedman's Multiple Comparisons) applied at meiofauna densities showed that significant differences at latitudinal level exists ( $\chi^2 = 12,19$ ; (11);  $p < 0,01$ ), corroborated with an average percent of community dissimilarity (SIMPER) of 42,5 % (North vs. South), but non at bathymetric level ( $\chi^2 = 2,36$ ; (11);  $p = 0,31$ ). Spearman's correlations showed that factors such as oxygen ( $\rho = 0,62$ ) or food ( $\rho = 0,48$ ) do not shown significant differences ( $p < 0,05$ ) on the population changes, but the depth was a positive factor ( $\rho = 0,71$ ) affecting some integrant of meiofauna such as nematodes. It is clear that a co-variance of factors modulate the meiofauna community. Our analysis suggests a strong colonization of highly adapted nematodes to reduced sediments (i.e. oxygen deficient), especially in benthic habitats located in the OMZ's core ( $O_2 < 0,5$  ml/l) and highlight other aspects such as the nematode's diversification under extreme conditions and the implications of its biological activity on several ecosystem processes.

**Key words: meiofauna, spatial gradient, diversity, Peru**

## **1. INTRODUCCIÓN**

Los fondos marinos conforman una gran variedad de complejos ecosistemas estrechamente interconectados cuyo funcionamiento e interacciones ecológicas abarcan múltiples escalas. Tanto el aspecto estructural de estos ambientes como el biológico, juegan un rol clave en el desarrollo, expansión y mantenimiento de una gran diversidad de hábitats, muchos de los cuales aún permanecen pobremente descritos y estudiados. Dicha diversidad también exhibe una crucial dependencia de los organismos que habitan sobre el fondo, especialmente de la manera en la cual se ordenan, funcionan (e interactúan) y explotan recursos como el alimento o el espacio disponibles, todo lo cual termina favoreciendo o limitando la estabilidad y continuidad de una comunidad en el tiempo.

Las características anatómicas y funcionales (i.e. los atributos biológicos que subyacen en cada especie) también juegan un papel determinante tanto en las interacciones interespecíficas como en las intraespecíficas de los organismos bentónicos; por ejemplo, algunas especies de poliquetos altamente adaptados a la hipoxia/anoxia reinante de algunos ecosistemas bentónicos determinan, en primer lugar, una permanente dominancia comunitaria de este filo (González y Quiñones, 2000; Levin, 2003) y, en segundo lugar, condiciona las interacciones (e.g. depredación, competencia, segregación espacial) con otras comunidades del bentos (e.g. meiofauna, bacterias). Análogamente, dentro de la meiofauna también es posible encontrar una notable tolerancia a la hipoxia/anoxia por parte de algunas especies de nemátodos de vida libre y foraminíferos

calcáreos (Wetzel *et al.*, 2001; Levin, 2003), esto gracias a diferentes atributos biológicos que favorecen su desarrollo (e.g. baja demanda de oxígeno a nivel de tejidos, alta proporción superficie/volumen, etc.) Esta diversidad biológica está directamente involucrada en los mecanismos de transporte de partículas, flujo y remoción superficial de nutrientes desde los sedimentos, entre otros procesos fundamentales en la dinámica del bentos (Levin *et al.*, 2002).

En Perú, los estudios sobre el bentos marino tienen ya un largo tiempo y han abordado principalmente la descripción y evaluación de componentes de la macrofauna. Otros trabajos han hecho hincapié sobre individuos más pequeños dentro del espectro de tamaños del bentos tales como la meiofauna (Neira *et al.*, 2001a,b; Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003). La meiofauna es un componente muy importante para el funcionamiento de varios procesos bentónicos y está vinculada a diversos ciclos de descomposición del material orgánico que desciende al fondo y su eventual reincorporación tanto en la 'pequeña' trama trófica dentro del bentos como en su regreso hacia los estratos superficiales del mar luego de haber pasado por procesos de remineralización mediados por grupos bacterianos.

En éste trabajo se presenta un análisis comunitario realizado sobre la meiofauna bentónica metazoaria (parte de los resultados del componente protozario, los foraminíferos, son mostrados en el Anexo (acápite III) de éste documento). Se describe tanto la diversidad meiofaunal hallada

como la distribución de la misma dentro de un gradiente latitudinal amplio que incluye colectas de meiofauna provenientes de diversos puntos de la plataforma y el talud continentales, con un especial esfuerzo de muestreo en las costas central y sur del ecosistema marino peruano.

## **2. ANTECEDENTES**

La propuesta del término *Meiofauna* hecha por Mare (1942), fue orientada principalmente hacia una descripción de organismos metazoarios y un grupo de protozoarios (foraminíferos), dicha conceptualización estuvo basada en los estudios de la fauna bentónica móvil o sésil que habita junto al macrobentos. Este enfoque resaltaba las diferencias en el tamaño corporal y no tenía mucha relación con la función ecológica que cumplían estos organismos en su ambiente; no obstante, análisis posteriores han destacado la importancia de las tallas de los individuos en relación con procesos adaptativos (Warwick, 1984). Sucesivos aportes han contribuido a la delimitación y caracterización de este grupo ecológico. Principalmente, Giere (1993) fue quien sugirió una de las definiciones más usadas para describir la meiofauna según el tamaño. De acuerdo con esto, la meiofauna está integrada por individuos metazoarios y protozoarios que pasan a través de un tamiz de 500  $\mu\text{m}$  y cuyo rango inferior de tamaño (valores discretos) puede estar entre 60 y 40  $\mu\text{m}$ . En algunos estudios el límite inferior de la meiofauna ha estado condicionado por intereses particulares de investigación o incluso factores logísticos del muestreo y análisis en el laboratorio.

Desde el punto de vista taxonómico, la meiofauna es aún menos conocida que la macrofauna; no obstante, esta comunidad alberga una potencialmente amplia gama de diversidad filética (Giere, 2009). Se ha sugerido que el filo Nematoda reúne a los más numerosos metazoos que habitan los fondos blandos marinos y son considerados normalmente los integrantes más conspicuos dentro de la meiofauna. Por su parte, los protozoos están representados por sus formas más grandes: Foraminifera y Ciliata (Hulings y Gray, 1971; Gage y Tyler, 1992).

Es importante diferenciar los grupos de organismos meiofaunales de acuerdo con el tipo de substrato que habitan. Así, se denomina meiofauna intersticial a aquella que puede desplazarse entre las partículas de los sedimentos, los cuales pueden estar constituidos en gran parte de material de origen biológico (e.g. restos de caparzones, conchas, fragmentos de coral, etc.), con un mínimo de perturbación del medio (Fenchel, 1978; Worsaae, 2005), estos organismos son usualmente de forma oblonga y pueden presentar ciliación externa. En general, la meiofauna tiene tendencia a las formas alargadas, aspecto reflejado particularmente en los grupos más abundantes que se desarrollan sobre sedimentos blandos (e.g. fangosos), entorno que constituye la otra gran división en relación con el tipo de substrato, sus integrantes también son frecuentemente cilíndricos como los gastrotricos, quinorrincos, poliquetos y, en especial, los nemátodos y copépodos harpacticoides cuyas poblaciones son dominantes en diferentes márgenes continentales del planeta (Soltwedel, 2000).



Normalmente son considerados veinte grupos dentro de la meiofauna y se ha sugerido que sólo cinco grupos son estrictamente pertenecientes a esta comunidad, estos son: Gnathostomulida, Kinorhyncha, Loricifera, Gastrotricha y Tardigrada (Higgins y Thiel, 1988). No obstante, diversas investigaciones incluyen a todos los grupos hallados sin discriminación, y también existen otros casos donde sólo se evalúa grupos particulares (como copépodos o nemátodos). Cualquiera sea el caso, la decisión de incluir o no a toda las poblaciones identificadas en una muestra depende de los objetivos de investigación planteados, lo cual va de la mano con la fundamentada decisión del investigador.

Existen respuestas variadas al entorno oceanográfico entre los filos que integran la meiofauna; por ejemplo, los copépodos harpacticoides son especialmente sensibles a concentraciones bajas de oxígeno disuelto (Heip y Herman, 1985), mientras que los nemátodos son los organismos meiofaunales más tolerantes (Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003). De otro lado, el tamaño y forma corporal de algunos de los organismos integrantes de la meiofauna también es un factor limitante, sobre todo si consideramos que el desplazamiento en fondos fangosos puede resultar altamente costoso en términos energéticos si es que no se tiene el diseño adecuado. También se ha sugerido posibles rutas de destoxificación del sulfuro (éste elemento es altamente tóxico y los organismos del fondo emplean variados mecanismos para evitarlo, tolerarlo o procesarlo y excluirlo bioquímicamente). Por ejemplo, en algunos grupos filéticos particulares como Gastrotricha, se ha observado mecanismos de

asociación simbiótica y adaptativa que favorecen la transformación, o exclusión, bioquímica de éste elemento (Powell *et al.*, 1980).

En la mayoría de los ambientes marinos la macrofauna supera a la meiofauna en biomasa, pero ésta tiene mayores aportes en la transferencia de energía debido a su alta tasa de renovación (Giere, 1993; 2009). Esto es particularmente aceptado en ambientes hipóxicos para la vida bentónica donde la meiofauna metazoaria parece ser más exitosa que la macrofauna, probablemente porque las variaciones de oxígeno sobre el fondo ejercen indirectamente presión selectiva, excluyendo de esta manera depredadores y competidores (Levin *et al.*, 1991), lo cual favorece el desarrollo y mantención de esta comunidad incluso bajo estas condiciones severas.

Otro aspecto resaltante de este grupo es la capacidad de perturbación que tiene sobre las capas superficiales del sedimento, actividad que promueve la escisión del material depositado sobre el fondo y contribuye con los procesos de reciclamiento de carbono orgánico (Aller y Aller, 1992; Neira y Höpner, 1994). El impacto de esta comunidad es mayor si consideramos su capacidad de adaptación y desarrollo tanto en ambientes costeros como oceánicos (Soltwedel, 2000).

Los grupos de organismos meiofaunales en el Pacífico Este son mayormente foraminíferos y nemátodos (Levin *et al.*, 1991; Neira *et al.*, 2001a,b; Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003). Como patrón general, la

nematofauna bentónica constituye el grupo dominante de la comunidad meiofaunal metazoaria en varias regiones climáticas del mundo (Soltwedel, 2000). Observaciones realizadas sobre la plataforma peruana han corroborado estos planteamientos, sobre esta área de intensa surgencia costera y deficiencia de oxígeno permanente en sus aguas, los nemátodos constituyen el grupo numéricamente dominante (Rowe, 1971; Levin *et al.*, 1991; Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003). Adicionalmente, la diversidad meiofaunal en estas áreas también incluye a poliquetos, copépodos, ostrácodos y halacáridos, entre los más destacados grupos reportados hasta ahora en frentes costeros como Perú y Chile (Neira *et al.*, 2001a,b).

Los patrones de distribución de la meiofauna parecen tener relación con el suministro de oxígeno disuelto (OD) y la abundancia de materia orgánica (MO), las fluctuaciones de estas dos variables actúan como un mecanismo dispersante para aquellas poblaciones que son más sensibles a cambios ambientales y, por contraparte, dichos efectos pueden favorecer el establecimiento y desarrollo de individuos mejor adaptados. Generalmente, ambientes pobres en oxígeno disuelto y ricos en materia orgánica, son más tolerados por la meiofauna (Giere, 1993; Levin, 2003). Según parece, las densidades totales de la meiofauna metazoaria no están drásticamente alteradas en tales condiciones; sobre este aspecto, estimaciones de disponibilidad de alimento (clorofila-*a* como variable indicadora) concuerdan con esta relación (Levin *et al.*, 1991), similares resultados han sido reportados por Cook *et al.* (2000) a lo largo del

margen continental de Omán. Las estimaciones de clorofila-a como variable indicadora de alimento (la que explica tanto en términos de excitabilidad química como en posterior productividad la mayor parte de la luz absorbida) no sólo proporcionan una señal clara acerca de la productividad en la columna de agua, sino también, de la riqueza orgánica que llega al sedimento mismo, donde este material termina siendo disponible para las comunidades del bentos (e.g. macrofauna, meiofauna). Esta lluvia de material orgánico desde la superficie es un aporte crucial para el metabolismo del bentos y sus cambios en el tiempo. Sin embargo, aportes masivos de material orgánico también pueden impactar fuertemente sobre el gasto de oxígeno en la columna de agua, potencialmente incrementando la deficiencia de este elemento, la concentración de nutrientes y otros constituyentes menores (Ittekkot y Haake, 1990; Rowe y McNichol, 1991). En parte, estas características de productividad favorecen la formación y mantención de una zona de mínimo oxígeno (ZMO), la cual se caracteriza por presentar concentraciones de OD por debajo de  $0,5 \text{ ml.l}^{-1}$  (Kamykowski y Zentara, 1990) y puede formarse tanto en el océano abierto como en los márgenes continentales. Estas zonas se distribuyen en muchas partes de los océanos del mundo (Kamykowski y Zentara, 1990; Helly y Levin, 2004), pero están bien desarrolladas en áreas de surgencias fuertes y con alta productividad superficial tales como el Pacífico Oriental Sur (Wyrski, 1966; 1973; Kamykowski y Zentara, 1990). Las ZMO pueden generar cambios en los ensambles faunales (e.g. pelágicos y bentónicos) y modular la

estructura comunitaria de grupos menos móviles como la macrofauna y la meiofauna (Levin, 2003).

De otro lado, sobre la plataforma peruana, bajo condiciones anómalas inducidas por la presencia de El Niño, tanto Neira *et al.* (2001a) como Levin *et al.* (2002), señalan que el oxígeno es un forzante para los ensambles meiofaunales frente a la plataforma y la zona batial de Perú. Investigaciones conducidas por Soltwedel (1997), en áreas sublitorales de surgencia de la costa oeste de África, han obtenido resultados similares. Por su parte, Sommer y Pfannkuche (2000), han evaluado los fondos del Mar Árabe, en función de la disponibilidad de materia orgánica, logrando importantes coincidencias con lo reportado para el Pacífico Oriental. En ecosistemas oligotróficos de la región ártica, Schewe y Soltwedel (1999), han sugerido que la meiofauna depende básicamente del régimen de sedimentación del alimento particulado. Sobre la plataforma chilena, se han descrito cambios en la estructura de la meiofauna durante El Niño 1997-98, generados principalmente por la mejora en las condiciones óxicas del fondo. Buena parte de estos cambios están relacionados con el régimen de oxígeno y la anómala disponibilidad de materia orgánica sobre el fondo, es decir, un cambio substancial en la abundancia del alimento que condicionó el desarrollo de la comunidad meiofaunal.

En los últimos años, la meiofauna (en especial la nematofauna), ha sido estudiada en relación con su potencial utilidad como indicador de impactos ambientales en el ecosistema bentónico (Heip *et al.*, 1988;

Herman y Heip, 1988; Warwick, 1988; Somerfield y Clarke, 1995) y en general se han propuesto múltiples enfoques que tienen relación con este tipo de entorno marino (Thistle, 2003). La ventaja de usar estos organismos en estudios de contaminación se basa en lo siguiente: *i)* Sus reclutamientos bentónicos son generalmente directos y se desarrollan dentro del área que habita la comunidad (el macrobentos tiene asentamientos larvales que pueden incluir individuos provenientes de otras áreas, detalle que puede enmascarar el efecto de un polutante (Herman y Heip, 1986); *ii)* Diversos integrantes de la meiofauna generalmente tiene ciclos cortos de vida (30 - 40 días), produciendo varias generaciones en un año, condiciones que favorecerían un estudio ecotoxicológico (Coull y Chandler, 1992); *iii)* Su tamaño pequeño favorece los experimentos de microcosmos, la obtención de muestra, transporte, etc.; adicionalmente, este mismo factor permite estimar su natural capacidad de movimiento sin peligro de limitarla y sobreestimar o subestimar este aspecto (Thistle, 2003); *iv)* Estudios realizados sobre la estabilidad comunitaria de la meiofauna establecen que este grupo es menos variable en composición y en abundancia que la macrofauna frente a perturbaciones de tipo natural (Warwick, 1980; Heip y Herman, 1985; Herman y Heip, 1986), lo que permitiría evaluar cambios temporales en la estructura comunitaria que sean principalmente inducidos por eventos de contaminación.

### **3. HIPÓTESIS**

#### **3.1 Relación Diversidad-Ambiente**

##### **Hipótesis nulas:**

**H1<sub>0</sub>:** Los cambios en la riqueza meiofaunal no guardan relación con la latitud.

**H2<sub>0</sub>:** La diversidad de grupos meiofaunales, en términos de riqueza, no exhibe relaciones batimétricas.

**H3<sub>0</sub>:** La riqueza de grupos meiofaunales no está asociada a la concentración de oxígeno de fondo.

##### **Hipótesis alternativas:**

**H1<sub>1</sub>:** La comunidad meiofaunal tiende a la diversificación filética óptima (i.e. mayor riqueza de grupos taxonómicos), especialmente en los nemátodos de vida libre, en latitudes interceptadas por áreas de alta productividad primaria.

**H2<sub>1</sub>:** Áreas profundas del margen continental son más favorables para la diversificación meiofaunal, especialmente en el filo Nematoda.

**H3<sub>1</sub>:** Fondos con permanente e intensa deficiencia de oxígeno (hipoxia/anoxia) contribuyen al incremento en la riqueza del filo Nematoda.

### **3.2 Densidad y Dominancia**

#### **Hipótesis nulas:**

**H1<sub>0</sub>:** La densidad meiofaunal no guarda relación con la latitud.

**H2<sub>0</sub>:** La densidad meiofaunal no está asociada a la profundidad.

**H3<sub>0</sub>:** La densidad meiofaunal no está asociada al oxígeno disuelto.

#### **Hipótesis alternativas:**

**H1<sub>1</sub>:** El incremento de la latitud favorece significativamente la densidad meiofaunal y colige con el aumento progresivo de la dominancia de nemátodos.

**H2<sub>1</sub>:** La dominancia de nemátodos aumenta proporcionalmente con la profundidad.

**H3<sub>1</sub>:** Fondos con permanente e intensa deficiencia de oxígeno, como aquellos interceptados por la Zona de Mínimo Oxígeno, exhiben las mayores densidades meiofaunales, las cuales están principalmente explicadas por las abundancias de nemátodos de vida libre.



## **4. OBJETIVOS**

### **• General**

- Determinar la composición y distribución de la meiofauna bentónica dentro del rango latitudinal de estudio.

### **• Específicos**

- Determinar la influencia de la latitud sobre la estructura comunitaria meiofaunal.
- Determinar la influencia de la profundidad sobre la estructura comunitaria meiofaunal.
- Determinar la influencia del oxígeno sobre la estructura comunitaria meiofaunal, a través de la evaluación del impacto de la Zona de Mínimo Oxígeno sobre el desarrollo de esta comunidad.

## **5. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **5.1 Área de Estudio**

El Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) frente a Perú desarrolla una de las ZMO más extensas de los océanos del mundo (Rosenberg *et al.* 1983; Arntz *et al.*, 1991; Levin *et al.*, 1991). En relación a su distribución latitudinal, esta franja deficitaria de oxígeno es somera e intensa en aguas peruanas y se extiende verticalmente entre los 50 y 800 m de profundidad (Zuta y Guillén, 1970) y posee una marcada intensificación e incremento de sus dimensiones en dirección norte – sur (Woodster y Gilmartin, 1961). La ZMO se forma inmediatamente por

debajo de la capa de mayor productividad biológica del mar, la cual está sustentada por las permanentes celdas de surgencia costera generadas principalmente por los vientos (Zuta y Guillén, 1970).

A diferencia de los fondos sublitorales someros, tanto la surgencia como el régimen de oxígeno sobre el margen continental frente al SCH experimentan diferencias. Mientras la deficiencia de OD es episódica sobre áreas costeras, tanto en fondos sublitorales profundos como en los batiales, ambos interceptados por la ZMO, ésta característica oceanográfica es permanente (Zuta y Guillén, 1970; Levin *et al.*, 1991); no obstante, a mayores profundidades, las concentraciones de oxígeno disuelto pueden incrementarse (Rosenberg *et al.*, 1983). De otro lado, en comparación con otras áreas costeras, las surgencias en fondos profundos de Perú no han sido muy estudiadas; en general, mucha de la actividad de transporte de nutrientes en estas áreas tiene relación con la dinámica de la circulación termohalina y la consiguiente diferencia en densidades de las masas de agua (Zuta y Guillén, 1970). De igual forma, se conoce aún poco sobre la variabilidad temporal y espacial de las comunidades del subsistema bentónico que se desarrollan sobre fondos profundos; sin embargo, existen algunos alcances dados durante el siglo pasado: Frankenberg y Menzies, 1968; Rowe, 1971, 1972; Romanova, 1972; Rosenberg *et al.*, 1983; Rowe, 1985; Arntz *et al.*, 1991. Recientemente, Neira *et al.*, 2001a,b; Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003.

## **5.2 Muestreo, Procesamiento de Muestras y Manejo de Datos**

Durante el crucero de exploración oceanográfica Galathea-3, a bordo del buque europeo BIC Vædderen, se realizaron múltiples muestreos a lo largo de la costa peruana entre el 18 de Febrero y el 1 de Marzo de 2007 (Fig. 1), en los cuales participó el Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Dichos trabajos involucraron la colecta de muestras biológicas de fondo marino, medición de parámetros fisicoquímicos del sedimento y oceanográficos de la columna de agua, entre otras actividades científicas programadas a lo largo del viaje. Durante este período, 8 estaciones distribuidas frente a Paita (5° LS), Huacho (11° LS), Callao (12° LS), Pisco (14° LS) y Atico (16° 53' LS) fueron seleccionadas para coleccionar muestras de meiofauna, replicadas por duplicado, dentro de un rango discreto de profundidades entre 140 y 1000 m. La determinación de clorofila en la columna de agua fue estimada a partir de los datos de fluorescencia registrados por un equipo CTD (por las siglas en inglés, las cuales se refieren a la Conductividad, Temperatura y Profundidad, respectivamente).

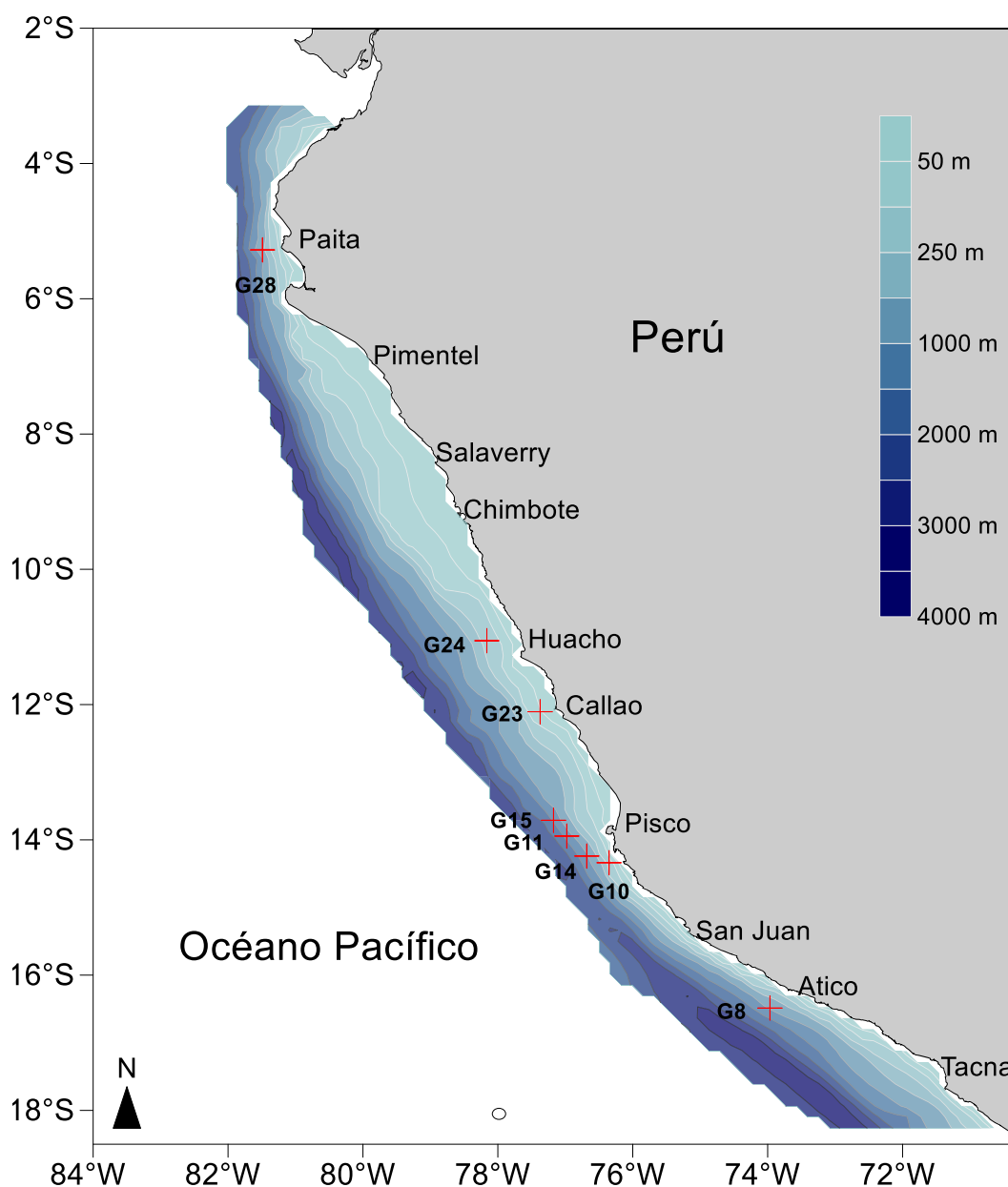


Figura 1. Estaciones de muestreo de meiofauna frente a la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Frente a Pisco, el muestreo se desarrolló sobre un gradiente batimétrico que abarcó diferentes estratos dentro de la ZMO. Las restricciones o limitaciones para la obtención de muestras a distancias latitudinales constantes se debieron a la aplicación de un programa de operaciones preestablecido en el buque científico al cual era necesario ajustarse; no obstante, la relativa regularidad espacial de las muestra obtenidas,

especialmente frente a Pisco (Figura 2), son suficientes para cumplir los objetivos propuestos. El equipo utilizado fue un multisacatestigo que posee 4 tubos de 63 cm de largo y 7,3 cm de diámetro interno que permiten obtener núcleos de sedimento los cuales son posteriormente submuestreados para coleccionar meiofauna; por razones logísticas no fue posible usarlo en la última estación ubicada en los 16° 53' LS (Atico), en cambio, se usó el BRUTALIS, un nucleador de caja para sedimento que sirvió para completar la evaluación hasta este punto latitudinal.

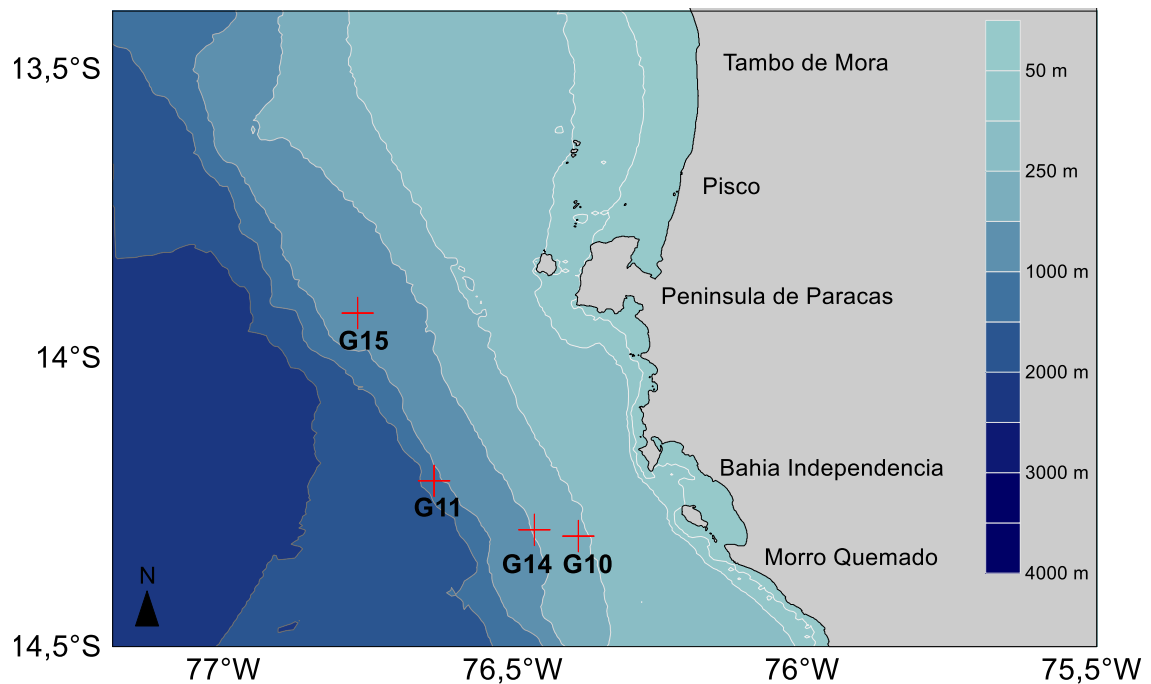


Figura 2. Estaciones de muestreo de meiofauna frente a Pisco (14° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Utilizando sólo testigos sin perturbación, se extrajeron y analizaron subtestigos de 3,6 cm de diámetro interno en el nivel 0-1 cm de la columna del sedimento.

Se utilizó  $\text{ClMg}_2$  al 6 % como relajante para cada fracción colectada y posteriormente (media hora después) formaldehído al 4 % neutralizado con bórax. Para la tinción de los organismos se usó el colorante Rosa de Bengala ( $0,5 \text{ g.l}^{-1}$ ). Previa sonicación durante 40 segundos, se removió la macrofauna con un tamiz de 0,5 mm y se retuvo la meiofauna con uno de 0,04 mm mediante la técnica de resuspensión-decantación (Wieser, 1960; Higgins y Thiel, 1988).

### **5.2.1. Cuento de organismos y modelos de abundancia**

El análisis cualitativo y cuantitativo en este trabajo se realizó sólo sobre la fracción superficial del sedimento (0-1 cm) con ayuda de un microscopio estereoscopio. La densidad de la meiofauna fue expresada en  $\text{Ind}/10 \text{ cm}^2$ , la unidad normalizada internacional para este grupo del bentos (Giere, 1993; 2009) y en todos los casos correspondió al valor integrado (promedio) obtenido en cada réplica. Todos los análisis de datos descritos a partir de aquí fueron ejecutados usando el “mva” (multivariate analysis) dentro del software libre R, adicionalmente para los análisis de ordenación y correlación se usó el paquete “vegan” (vegetation analysis)

Una primera etapa para evaluar los patrones de abundancia (en este caso, la densidad de la meiofauna) involucra evaluar cómo se comporta éste atributo en la comunidad tanto dentro de una muestra como evaluando las diferencias entre muestras. Cada especie exhibe un tipo de comportamiento en su abundancia, y esto determina eventualmente las

estimaciones de diversidad y equitabilidad en la comunidad (Clark y Warwick, 2001).

En otras palabras, la proporción ( $p_i$ ) de cada especie (su aporte) dentro de la comunidad es un parámetro clave expresado como:

$$p_i = N_i / N$$

Donde  $N_i$  es la abundancia (densidad) de la 'iésima' especie en la muestra y  $N$  sigue la siguiente relación:

$$N = \sum_{i=1}^S N_i$$

Donde  $S$  es el número total de especies en la muestras. Estimando el valor de  $p_i$  podemos corregir el efecto de la sobreabundancia de algunas especies sobre otras (Berger y Parker, 1970). Considerando que es común en las comunidades biológicas que algunas especies sean más frecuentes que otras (éstas últimas pueden ser consideradas como 'raras'), es necesario expresar correctamente el patrón de abundancia y las interacciones derivadas (aportes). No obstante los varios comportamientos (curvas) que puede seguir la distribución de una población (Pielou, 1975), y con la finalidad de comparar adecuadamente los cambios en las abundancias halladas, en este trabajo se evaluó dicho atributo poblacional sobre la base de tres métodos de análisis de la distribución de abundancias, los cuales ponderan la abundancia ( $p_i$ ) de cada especie, son los siguientes:

**Rangos de Abundancia.** Es el método más común para evaluar las curvas de abundancia en relación a sus intervalos o rangos numéricos (Whittaker, 1965). En diferentes ambientes, la meiofauna tiende a exhibir rangos extremos de densidad (Giere, 1993; Soltwedel, 2000), este método fue usado para representar mejor dichos cambios extremos en la comunidad (e.g. entre familias de nemátodos), a través de la clasificación de grupos o especies mediante el ordenamiento de sus abundancias logaritmadas ( $\log_{10}$ ), para favorecer la visualización.

**Rangos de Dominancia.** Se asume aquí una fuerte dominancia de una hipotética especie 'k', la cual se expresa por el porcentaje acumulado de dicha especie más aquel de todas las demás (Platt *et al.*, 1984, muestran un buen ejemplo de esto con nemátodos), en relación al rango (logaritmado) de especies halladas.

**Curva de Lorenz.** Basada en la curva resultante de los rangos de abundancia; sin embargo, en este caso el eje de los rangos de abundancia de especies es transformado según la relación siguiente:  $k/S * 100$ , para facilitar la comparación entre comunidades (en este caso, áreas evaluadas) con diferente número de especies.

Asimismo, se ha desarrollado una amplia gama de modelos que describen la distribución de la abundancia de las especies (Motomura, 1932; Fisher *et al.*, 1943; Preston, 1948; Sugihara, 1980; Hubbell, 2001). Basado en el tamaño de la muestra del presente estudio y en las



características biológicas-ecológicas del grupo estudiado, aquí se usaron dos tipos de modelos básicos:

**(I) Modelo Estadístico**, el cual permite optimizar la comparación entre abundancias. Un ejemplo es el de la distribución de series logarítmicas (*Log series*) la cual permite comparar diferentes ensambles, aspecto útil para entender el comportamiento de los datos de abundancia de la comunidad meiofaunal en las diferentes áreas evaluadas, independientemente del tamaño de la muestra (Fisher *et al.*, 1943; Poole, 1974). Las series logarítmicas toman la siguiente forma:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots \frac{\alpha x^n}{n}$$

Donde  $\alpha x$  es el número de especies predichas para tener un individuo,  $\alpha x^2/2$  aquellas con dos individuos y así sucesivamente (Fisher *et al.*, 1943; Poole, 1974). En principio, el modelo considera a ' $\alpha$ ' y a ' $x$ ' como constantes (siendo  $0 < x < 1$ ). Sin embargo,  $x$  también puede ser estimada mediante la solución iterativa siguiente (Hayet y Buzas, 1997):

$$\frac{S}{N} = \left[ \frac{1-x}{x} \right] [-\ln(1-x)]$$

Donde  $N$  es el número total de individuos y en la práctica  $x$  es  $> 0,9$  y  $< 1$ .  $S$  es el número de especies.

En el caso del valor de  $\alpha$ , también puede ser calculado como sigue:

$$\alpha = N \binom{1-x}{x}$$

Este modelo fue usado para graficar los datos de densidad (Ind/10 cm<sup>2</sup>) de la meiofauna para cada especie contabilizada en la muestra.

**II. Modelo Biológico o Teórico**, el cual es un tipo de modelo enfocado en la relación que existe entre organismo y hábitat, esto es, cómo la distribución de la abundancia de ciertos organismos puede estar relacionada con algún factor o recurso clave en su hábitat (MacArthur, 1957). Por esta razón, frecuentemente a este tipo de modelo se le denomina también Modelo Basado en el Nicho, refiriéndose a la forma como las especies se reparten el espacio de un nicho ecológico. Este modelo fue aplicado considerando especialmente lo determinante que es el recurso alimento (materia orgánica) para el desarrollo y dominancia de los nemátodos dentro de la comunidad meiofaunal (Platt *et al.*, 1984; Soltwedel, 1997; Schewe y Soltwedel, 1999; Soltwedel, 2000). Un ejemplo de este tipo de modelo es el de la Serie Geométrica (Motomura, 1932), aquí se asume que una especie dominante ‘adquiere’ una proporción ‘ $k$ ’ de un recurso limitante (e.g. alimento), la segunda más dominante ‘adquiere’ la misma proporción ‘ $k$ ’ de la fracción restante del recurso, y así sucesivamente hasta que todas las especies ( $S$ ) han logrado distribuirse.

La Serie Geométrica fue aplicada para analizar el comportamiento distributivo de la densidad de nemátodos de la meiofauna, para el cálculo se empleó la siguiente expresión:

$$n_i = NC_k k(1 - k)^{i-1}$$

Donde  $n_i$  es el número total de individuos en la 'iésima' especie,  $N$  es el número total de individuos,  $k$  es la proporción del espacio del nicho restante ocupado por cada especie que sucesivamente coloniza ( $k$  es constante).  $C_k$  es estimada de tal forma que se asegure que la  $\sum n_i = N$ , esto es:

$$C_k = [1 - (1 - k)^S]^{-1}$$

### **5.3 Estimaciones de Diversidad y Equitabilidad**

#### **5.3.1. Identificación Taxonómica y Mediciones de Riqueza**

En paralelo al conteo de las muestras de meiofauna, se realizaron continuas identificaciones taxonómicas de todos los grupos encontrados. Las muestras para identificación fueron montadas en láminas portaobjetos y observadas al microscopio con un rango de objetivos desde 4X a 100X. Se usó especialmente éste último aumento para identificar y comparar estructuras de carácter taxonómico. En todos los casos la identificación se realizó hasta el menor nivel taxonómico posible. Cuando no fue posible continuar con la identificación taxonómica, pero se determinó que uno o más individuos pertenecientes a una categoría taxonómica (e.g. una familia o un género) exhibían estructuras corporales que los diferenciaban

significativamente (como referencia: más de 5 caracteres taxonómicos diferentes), la identificación fue dejada al nivel de morfotipo (expresado en numeración romana). Sobre la base de éste criterio, el concepto de riqueza (expuesto en los siguientes párrafos) involucra, o puede involucrar, a un conjunto de taxones (un término más general y adecuado en éste caso) constituidos por una especie, una familia, o incluso un morfotipo.

Para la identificación de nemátodos de vida libre de la familia Chromadoridae se siguió a Platt y Warwick (1983; 1988) y listas de revisiones como la de Hope y Murphy (1972). También se utilizaron artículos especializados sobre la familia Desmodoridae (Maria *et al.*, 2009) e indicaciones consignadas en Hope y Murphy (1972) y Gerlach y Riemann (1973). La sistemática de los nemátodos de vida libre está basada en Lorenzen (1994) y sugerencias de ordenamiento taxonómico de Heip *et al.*, 1982. Otros grupos fueron identificados con la ayuda de libros especializados y de consulta sobre diversidad meiofaunal como los de Giere (1993; 2009) y artículos científicos sobre la taxonomía de grupos particulares (Giere, 1975; Todaro, 1992; Todaro *et al.*, 1992; Todaro y Balsamo, 1995).

La riqueza de especies ( $S$ ), esto es, el número total de especies identificadas en una muestra, fue descrita como tal en la comunidad meiofaunal, pero adicionalmente se calcularon estimadores como los de Margalef (Clifford y Stephenson, 1975), representado aquí como  $M$  y

expresado según la relación siguiente:  $M = (S-1)/\ln N$ . De otro lado, para las estimaciones de diversidad se usó la teoría de la información de Shannon ( $H'$ , Shannon y Weaver, 1949), cuya expresión matemática es como sigue:  $(-\sum p_i) \cdot (\ln p_i)$ . Asimismo, se usó el Índice de Diversidad de Simpson ( $D_s$ ), en su expresión generalmente más usada (MacArthur, 1972):  $1/D$ .

Para describir la equitabilidad o uniformidad dentro de la comunidad meiofaunal se emplearon dos índices: Equitabilidad de Shannon ( $E_s$  ó  $J'$ ) el cual se obtiene “extrayendo” la riqueza de la comunidad:  $H'/\ln S$ .

### **5.3.2. Similaridad Comunitaria**

Se generó una matriz de similaridad Bray-Curtis con la finalidad de discriminar y analizar el grado de afinidad comunitaria entre sitios evaluados. Antes, los datos de densidad ( $\text{Ind}/10 \text{ cm}^2$ ) fueron transformados aplicando una raíz cuarta ( $x^{0.25}$ ) para homogeneizar la magnitud de los valores. Usando esta matriz se evaluó y ordenó las relaciones multidimensionales entre las muestras generando inicialmente un análisis de agrupamiento (basado en estimaciones de similaridad de grupos promedios, y estos a su vez de nodos individuales). En esta etapa se asignó, *a priori*, dos factores de cambio comunitario: Sector (compuesto básicamente por los sitios o sectores evaluados a lo largo de la costa) y Talud (compuesto por los sitios o estaciones ubicados en el gradiente batimétrico, frente a Pisco). Posteriormente, para observar

relaciones espaciales basadas en agrupamientos de similitud, se utilizó el método de ajuste multidimensional (NMDS), adecuado para variables cuantitativas (Legendre y Legendre, 2012). Con el objetivo de mejorar la visualización de los datos en el plano, se disminuyó tanto el nivel de *stress* (de 0,01 a 0,1) como el número de iteraciones (de 30 a 25), lo cual ‘relajó’ ligeramente el nivel de ajuste en los valores, pero se comprobó que mantuvo la tendencia original de distribución de los puntos (distancias).

Sobre la base de la matriz de similitud Bray-Curtis, también se analizó el grado de similitud entre muestras (ANOSIM, R) para explorar los cambios más significativos. Para el análisis se empleó una aproximación por factores (en este caso, Sector y Talud). Clarke (1988; 1993) propuso la siguiente expresión matemática para evaluar las diferencias entre grupos a través del estadístico *R*:

$$R = \frac{r_B - r_W}{n(n - 1)/4}$$

Donde  $r_B$  representa la similitud promedio de las muestras entre los sitios y  $r_W$  representa la similitud promedio de las muestras dentro de los sitios,  $n$  es el número total de muestras.

#### **5.4. Especies Dominantes y Discriminantes**

Uno de los mejores y más informativos métodos para evaluar la estructura de las comunidades desde el punto de vista de la distribución de las especies que la componen es la visualización de los cambios a través de curvas de dominancia o de riqueza de especies. Para el análisis comparativo, se generaron curvas de dominancia de especies por sitio (gradiente latitudinal) y estación (gradiente batimétrico). Cuando fue necesario, los valores del eje Y fueron logaritmados ( $\text{Log}_{10}$ ) para favorecer la visualización de las curvas. De otro lado, para explorar la contribución numérica de las especies más importantes e identificar aquellas discriminantes, se utilizó un análisis de similaridad/disimilaridad comunitaria (SIMPER), sobre la base de la matriz de similaridad Bray-Curtis elaborada. Para el análisis se utilizó los factores Sector (i.e. Norte, Centro y Sur) y Talud (i.e. Superior, Medio e Inferior). La composición de los factores fue como sigue: Centro (Huacho, G24; Callao, G23) y Sur (Pisco, G10, G11, G14 y G15, más Atico, G8), en estos grupos se observó la similaridad comunitaria entre sitios (estaciones). La necesidad de comparar exige por lo menos dos estaciones o sitios por análisis, debido a esto, para este primer análisis no se tomó en cuenta al Sector Norte (sólo una estación). El segundo análisis fue realizado por parejas de la siguiente forma: Grupos (Talud) Superior vs. Inferior, Superior vs. Medio y Medio vs. Inferior. Asimismo, Grupos (Sector) Norte vs. Centro, Norte vs. Sur y Centro vs. Sur.

## **5.5 Análisis de Ordenación y Correlación**

Los cambios espaciales (latitudinal y batimétrico) fueron explorados comprobando inicialmente la ausencia de distribución normal en los datos (algo esperado en este tipo de datos), para esto se usó la Prueba de Levine (Snedecor y Cochran, 1989) y posteriormente empleando una prueba de Comparaciones Múltiples de Friedman (Daniel, 1978), la cual asume mediciones ordinales a escalas o intervalos y mediciones de variables continuas para cada bloque (estrato en este caso) evaluado, se evaluó los cambios espaciales en la comunidad (análisis de la varianza).

Con la finalidad de explorar el ordenamiento comunitario comparando los resultados entre estaciones (a partir de similitudes de la densidad, previa construcción de una matriz tipo Bray-Curtis), se realizó un análisis multivariado calculando valores (eigenvalores) para hasta siete ejes determinantes (eigenvectores). Posteriormente, dicha información fue graficada mostrando los dos ejes que explican mejor el mayor porcentaje de variación de los datos. Se optó por un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), el cual puede construir una matriz de distancias (generalmente de dos o tres ejes) dentro de un espacio euclidiano. Esta opción fue elegida debido a que los datos no tienen distribución normal, hay varios taxones que tienen valores de cero (ausencia) en la matriz y finalmente porque este análisis puede ser realizado tanto con las variables como con las observaciones directamente. Asimismo, este análisis multidimensional puede complementar y servir de comparación con los resultados obtenidos con el NMDS. Por otro lado, para evaluar la



relación entre variables ambientales y parámetros poblacionales de la meiofauna se elaboró un Análisis de Componentes Principales (ACP), sobreponiendo las observaciones (estaciones) junto a los resultados (vectores direccionales) de las variables de estudio.

Con la finalidad de estimar el grado de correlación o interdependencia entre las variables de estudio de este trabajo (), se calculó el Coeficiente de Spearman ( $\rho$ ,  $\rho_h$ ), cuyos valores oscilan entre -1 y +1, los cuales indican asociaciones negativas o positivas, respectivamente. Valores de 0 pueden indicar ausencia de correlación pero no necesariamente independencia.

## **6. RESULTADOS**

### **6.1. Descripción de las Condiciones Oceanográficas**

#### **6.1.1. Perfiles de Temperatura, Salinidad, Oxígeno Disuelto y Clorofila a**

La Tabla 1 resume las principales características oceanográficas de las condiciones cerca al fondo. Aunque no fue posible tener datos sobre la geoquímica del sedimento para todas las estaciones, sólo se logró evaluar las estaciones frente a Pisco (gradiente batimétrico). Resultados complementarios sobre las condiciones oceanográficas, especialmente en las estaciones ubicadas frente a Pisco, pueden ser revisados en Farías *et al.*, 2009; Fernández *et al.*, 2009 y Thamdrup *et al.*, 2012.

Tabla 1. Características oceanográficas de las estaciones de muestreo. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

|                                    | Atico<br>G8 | G10    | Pisco<br>G11 G14 G15 | Callao<br>G23 | Huacho<br>G24 | Paita<br>G28 |
|------------------------------------|-------------|--------|----------------------|---------------|---------------|--------------|
| Latitud (S)                        | 16,884      | 14,333 | 14,236 14,277 13,872 | 12,443        | 11,071        | 5,254        |
| Longitud (O)                       | 72,717      | 76,346 | 76,608 76,791 76,799 | 77,616        | 78,086        | 81,578       |
| Profundidad (m)                    | 185         | 311    | 1016 390 740         | 138           | 273           | 237          |
| Temperatura de Fondo (° C)         | 13,11       | 10,38  | 4,73 8,66 5,38       | 13,10         | 10,70         | 11,54        |
| Oxígeno de Fondo (ml/l)            | 0,053       | 0,059  | 1,609 0,136 0,643    | 0,048         | 0,045         | 0,058        |
| Salinidad de Fondo (ups)           | 34,92       | 34,74  | 33,89 34,63 34,52    | 34,90         | 34,78         | 34,84        |
| Fluorescencia (µg/l)               | 0,297       | 0,098  | 0,309 0,113 0,100    | 0,100         | 0,143         | 0,112        |
| Tipo de Fondo                      | Fango       | Fango  | Fango Fango Fango    | Fango         | Fango         | Fango        |
| Réplicas (n)                       | 2           | 2      | 2 2 2                | 2             | 2             | 2            |
| Carbono Orgánico Total (COT, %)    |             | 8,5    | 5 8,3 4              |               |               |              |
| Ácidos Grasos Saturados (µg/g COT) |             | 73     | 885 23 39            |               |               |              |

Frente a Paita (5° LS) la temperatura superficial del mar (TSM) fluctuó entre 20 y 23° C, con un lento descenso a partir de los 50 m de profundidad. En general, el patrón hallado indicó disminución paulatina (cerca de los 10° C) hasta cerca de los 250 m de profundidad (Fig. 3).

De otro lado, el oxígeno disuelto registrado en la superficie estuvo en un valor aproximado de 4,5 ml.l<sup>-1</sup>. La tendencia encontrada en este frente costero muestra una disminución rápida dentro de los 10 a 15 m de profundidad, con valores por debajo de los 0,5 ml.l<sup>-1</sup> (concentraciones indicadoras de la ZMO) principalmente a partir de los 100 m de profundidad. En tanto, la salinidad estuvo entre los 35 y 35,1 ups (fluctuación más alta, registrada a los 50 m de profundidad). Posteriormente, se produjo un descenso paulatino a lo largo de la columna y muy cerca al fondo donde se registró alrededor de 38,8 ups.

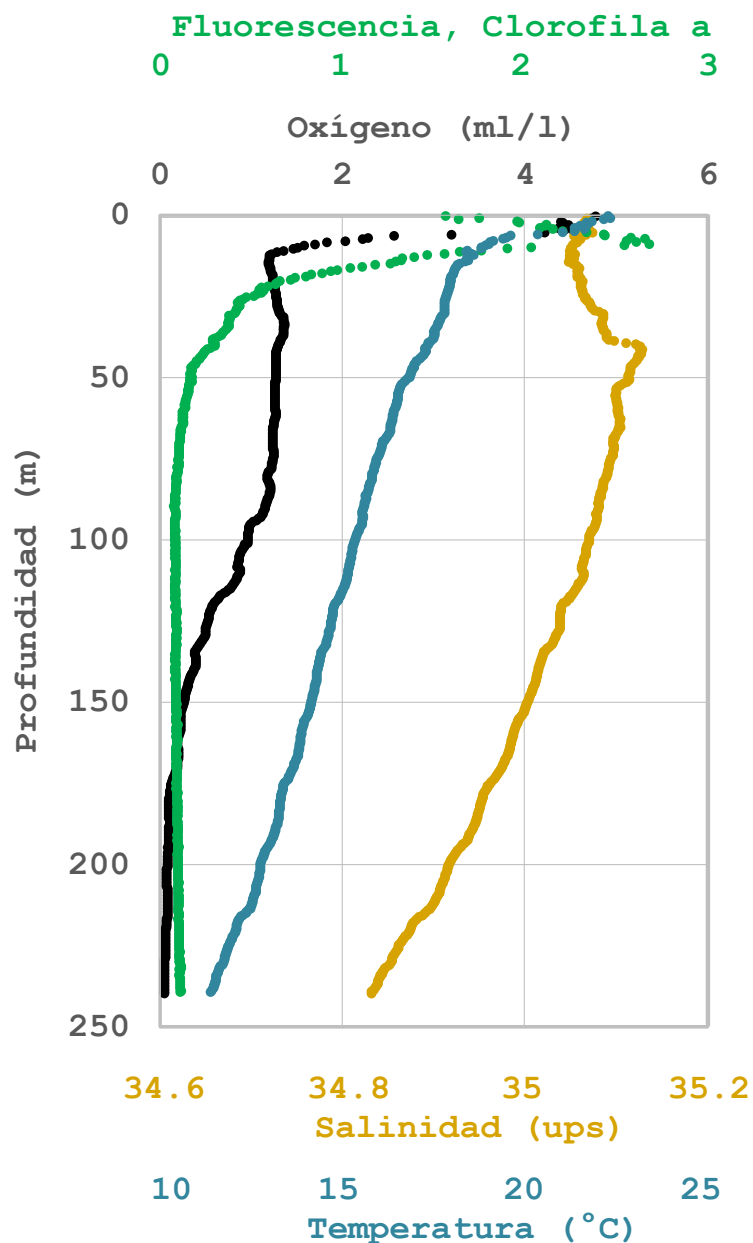


Figura 3. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G28 (Paita, ~ 5° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En relación a la fluorescencia (clorofila a), la curva muestra que la mayor fluctuación está dentro de los 50 m de la columna, especialmente en la subsuperficie inmediata (i.e. 10-15 m), después desciende rápidamente hasta llegar a los 50 m, punto a partir del cual el sensor registra un descenso paulatino, por debajo de 0,5  $\mu\text{g/l}$ .

Por su parte, frente a Huacho (11º LS) los valores de temperatura estuvieron por debajo de 21-22º C, con un muy rápido descenso por debajo hasta los 20 m y posteriormente un descenso paulatino hasta llegar a un valor de 10º C alrededor de los 250 m (Fig. 4)

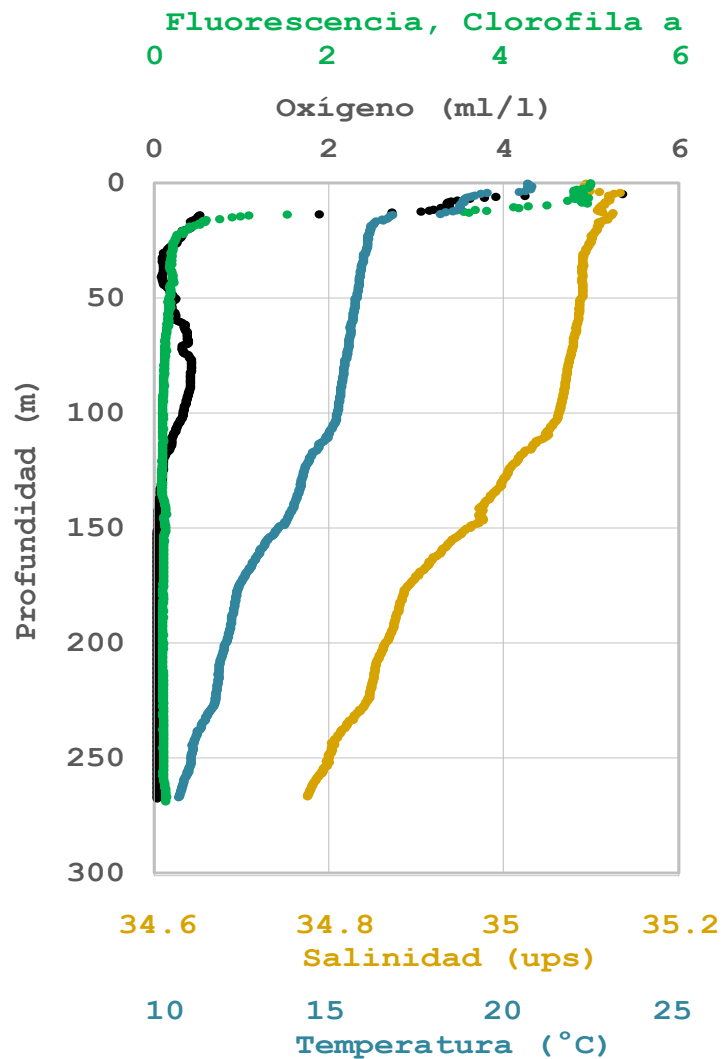


Figura 4. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G24 (Huacho, ~ 11º LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

La salinidad tendió a estar ligeramente por encima de 35,1 ups en la superficie mientras que comenzó a descender rápidamente por debajo de los 100 m hasta llegar a valores de 34,8 ups. Los valores de oxígeno

tuvieron una tendencia rápida hacia concentraciones de 0,5 ml/l cerca de la superficie de la columna de agua (~ 20 m), mostrando el borde superior de la ZMO y posteriormente un leve segundo incremento (pero siempre por debajo de los 0,5 ml/l) en los tenores de oxígeno entre los 50 y 100 m. La curva de clorofila siguió un comportamiento muy similar a la del oxígeno, se detectó un rápido descenso de este parámetro dentro de los 15-20 m de la columna, mientras que posteriormente el descenso fue constante por debajo de 0,5 µg/l.

Frente a Callao (11º LS), se observó una estructura vertical de estos parámetros mucho más consistente con la profundidad (Fig. 5). En relación a la temperatura, ésta estuvo alrededor de los 20º C en la superficie y descendió rápidamente dentro de los 25 m en la columna, la salinidad siguió un patrón de descenso muy similar y fluctuó entre 35,1 y 35 ups en éste mismo rango de profundidad. Algo similar se registró para el oxígeno y la clorofila-a, los cuales descendieron progresivamente hasta los 25 m y después ambos parámetros registraron muy ligeros incrementos; es importante resaltar que a dicha profundidad el oxígeno registró claramente concentraciones de borde superior de la ZMO, esto se intensificó proporcionalmente con la profundidad. A partir de los 30 m la clorofila registró un descenso constante hasta el fondo de la estación (138 m).

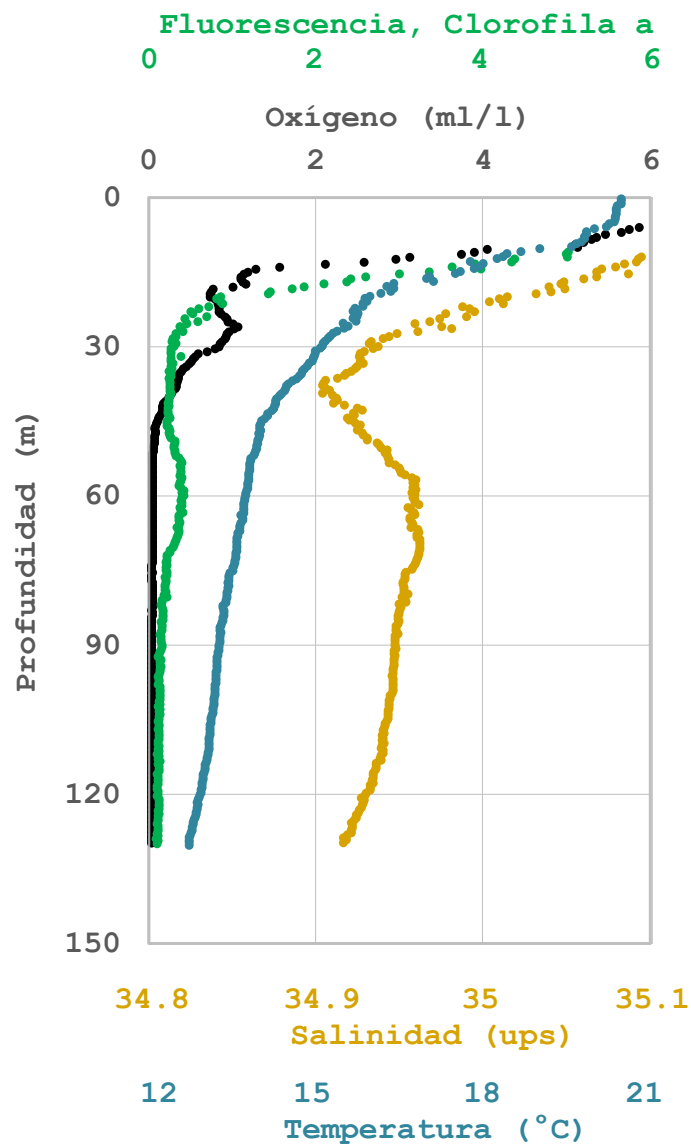


Figura 5. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G23 (Callao, ~ 11° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En el perfil batimétrico frente a Pisco, la estación G10 (Fig. 6) mostró valores de temperatura que descienden lentamente, aunque consistentemente, hasta los 300 m de profundidad. Algo diferente fue registrado para la salinidad, la cual desciende paulatinamente hasta los 25 m de profundidad y luego es muy fluctuante llegando hasta los 34,7 ups cerca al fondo.

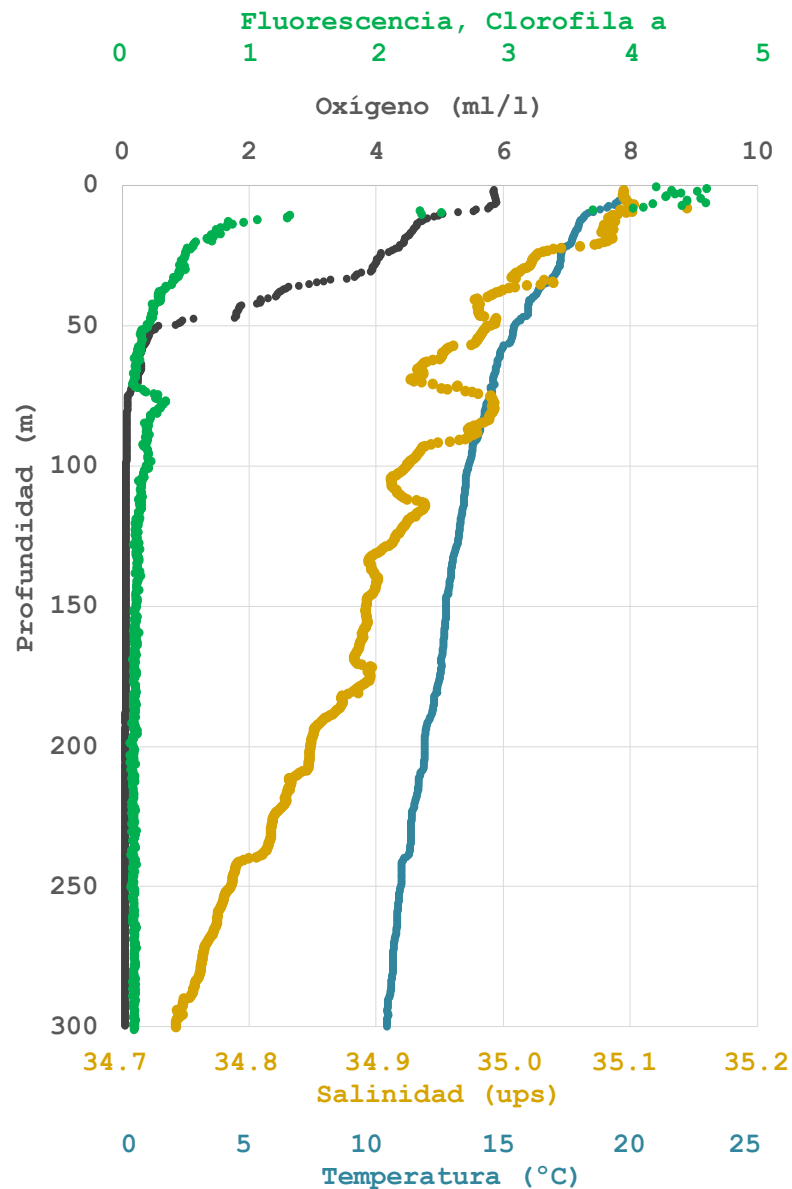


Figura 6. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G10 (Pisco, ~ 14° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En tanto, la clorofila-a exhibió un rápido descenso (4,5 a 1  $\mu\text{g/l}$ ) dentro de los 20 m de profundidad, después de lo cual el descenso fue paulatino y sólo se registró un leve aumento en la concentración a los 75-80 m de profundidad, para luego descender permanentemente por debajo de 0,5  $\mu\text{g/l}$ .

En tanto, los primeros 50 m estuvieron mejor oxigenados (2-6 ml/l) y sólo por debajo de los 50 m se registraron concentraciones indicadoras del borde superior de la ZMO (0,5 ml/l).

La estación G11 (Fig. 7), la más profunda del gradiente batimétrico frente a Pisco, la temperatura fluctuó entre 15 y 20° C dentro de los primeros 50 m y descendió progresivamente hasta llegar a menos de 10° C cerca de los 500 m.

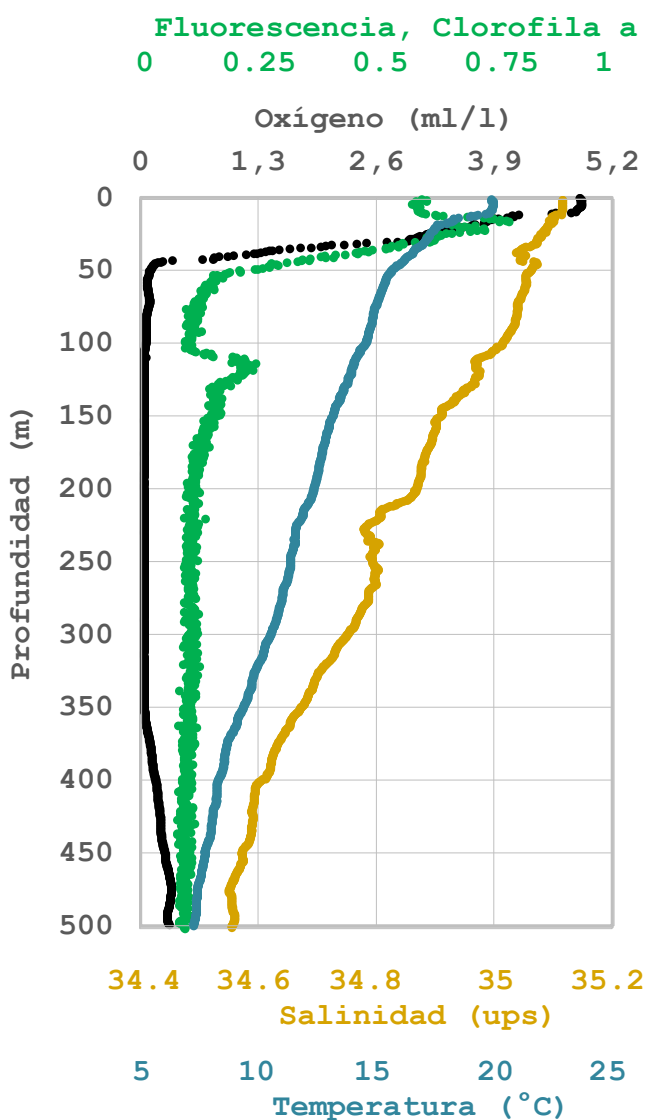


Figura 7. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G11 (Pisco, ~ 14° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.



Algo similar ocurrió con la salinidad aunque la fluctuación fue más notoria, pero con igual tendencia hacia la disminución consistente con la disminución de la temperatura. El núcleo de la ZMO fue detectado alrededor de los 50 m, lo cual fue consistente con picos de clorofila de 0,75  $\mu\text{g/l}$  (aunque menores a lo registrado en las anteriores estaciones). Posteriormente, la curva de clorofila exhibe un incremento entre los 110 y 120 m con valores alrededor de 0,25  $\mu\text{g/l}$ .

Por su parte, la estación G14 mostró valores de temperatura dentro de un margen estrecho de 10 y 20° C, en el estrato superficial (0-50m) la curva de temperatura tendió a variar sólo a partir de los 25 m, mientras que a partir de los 50 m fue descendiendo progresivamente hasta más allá de los 300 m (Fig. 8). Asimismo, los valores de salinidad fueron más fluctuantes en el estrato superior (0-50 m) de la columna (35-35,1 ups), mientras que posteriormente descendió casi linealmente junto a la temperatura. En relación a los valores de oxígeno, estuvieron por encima de 4 ml/l en la superficie, mientras que en comenzó un descenso muy rápido a partir de los 20 m de profundidad, cambio que coincidió con lo observado en la clorofila-a, la cual también tendió a una rápida disminución a la misma profundidad, y sólo fue relativamente estable dentro de los primeros 20 m.

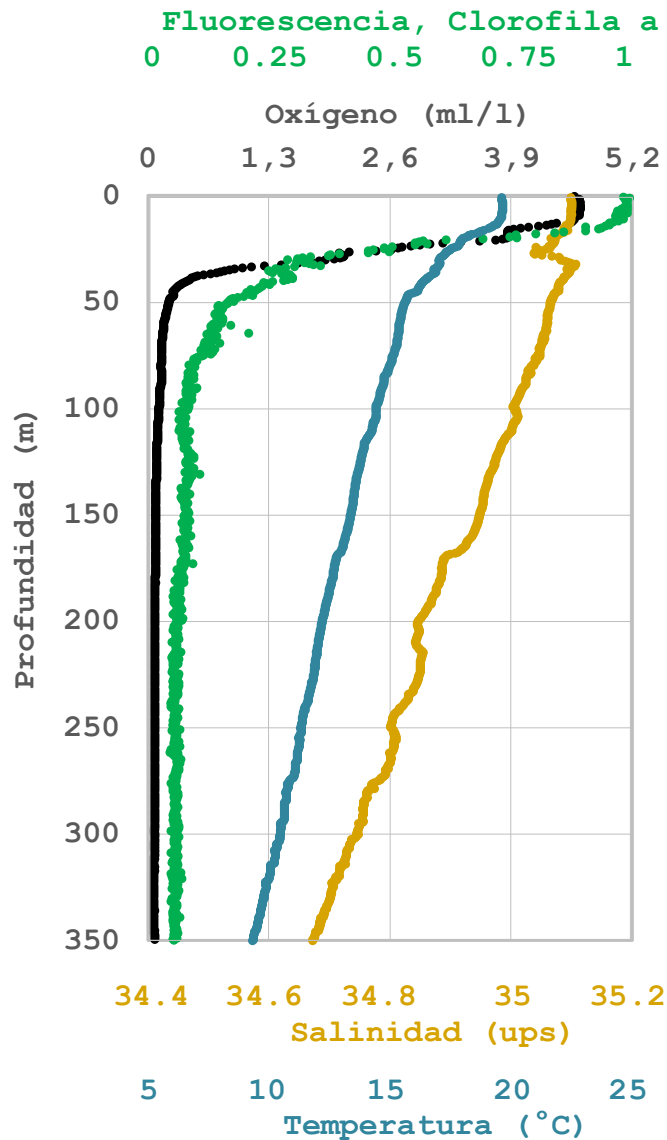


Figura 8. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G14 (Pisco, ~ 14° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En el caso de la estación G15 (Fig. 9), la curva de temperatura indicó un relativamente rápido descenso en los valores en la superficie por debajo de 16°C mientras que las fluctuaciones fueron menores hasta los 300 m de la columna. Más allá de los 400 m los valores de temperatura descendieron por debajo de 10° C.

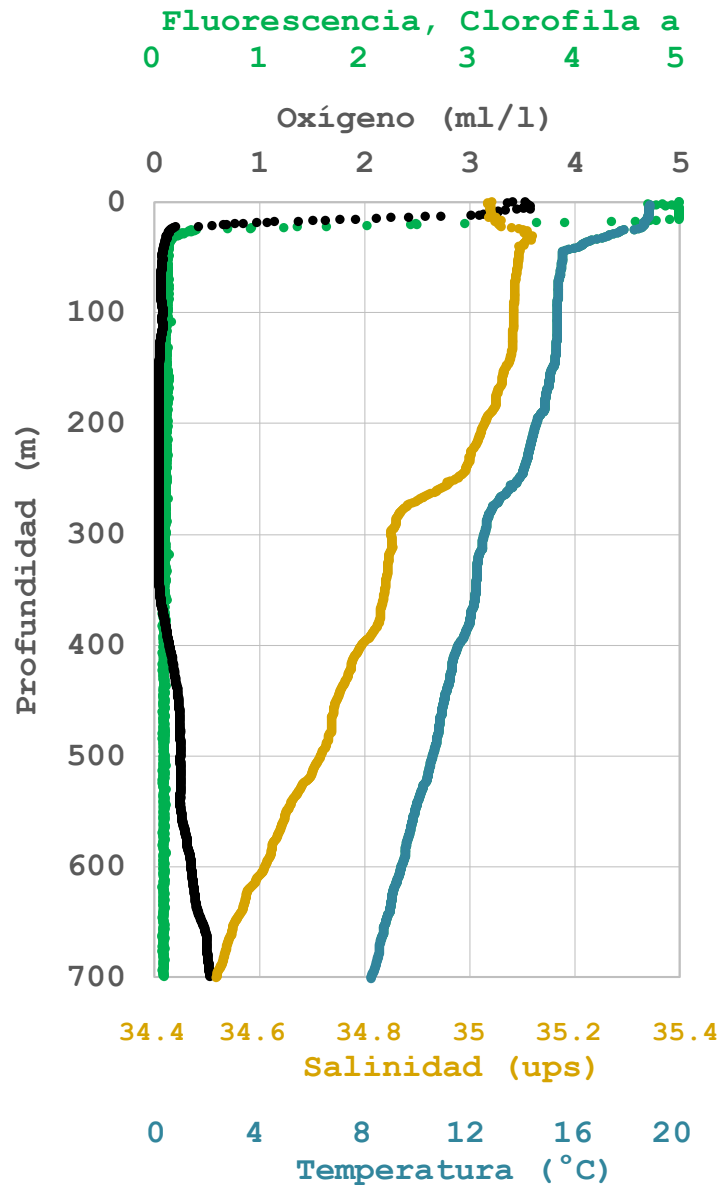


Figura 9. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G15 (Pisco, ~ 14° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Similar a la temperatura, la salinidad también tendió a variar principalmente dentro de los primeros 50 m de la columna, mientras que por debajo de esta profundidad, la curva sólo experimentó cambios a partir de los 200 m, cuando comenzó a descender progresivamente hasta por debajo de los 34,6 ups (700 m). Tanto las curvas de oxígeno como la de clorofila exhibieron rápidos cambios alrededor de los 30 m y fueron más notorios antes de los 50 m, cuando se produce un descenso más

brusco y la clorofila desciende por debajo de 1  $\mu\text{g/l}$ , mientras que el oxígeno también registra valores por debajo de 1  $\text{ml/l}$ , lo cual mostró el borde superior de la ZMO por encima de los 50 m. Después de esto, se obtuvo valores por debajo de 0,5 para ambas curvas.

Finalmente, la estación G8, comparativamente más somera que aquellas de Pisco, fue muy variable en los registros desde los primeros 30 m, la temperatura disminuyó rápidamente dentro de los primeros 10 m y lentamente a partir de los 30 m, después de este límite, los valores se mantuvieron entre 13 y 15° C (Fig. 10). Por su parte, la salinidad se mantuvo dentro de un estrecho margen de variación, y sólo después de los 30 m disminuyó (34,9-34,7 ups) para luego incrementar por debajo de los 50 m y estabilizarse en valores alrededor de 34,9 ups a lo largo de la columna hasta cerca al fondo. De otro lado, tanto las curvas de clorofila como la de oxígeno mostraron que los valores de estos parámetros tendieron a ser mayores en la subsuperficie (~ 15 m), aunque muy fluctuantes hasta llegar a los 30 m. La curva de clorofila continuó fluctuante hasta los 60 m y posteriormente tendió al descenso (por debajo de 0,3  $\mu\text{g/l}$ ). El oxígeno alcanzó sus valores pico alrededor de los 30 m y después continuó descendiendo lentamente hasta llegar a los 60 m (el borde superior de la ZMO se ubicó ~ 40 m), profundidad a partir de la cual todos los registros estuvieron por debajo de 0,5  $\text{ml/l}$ .

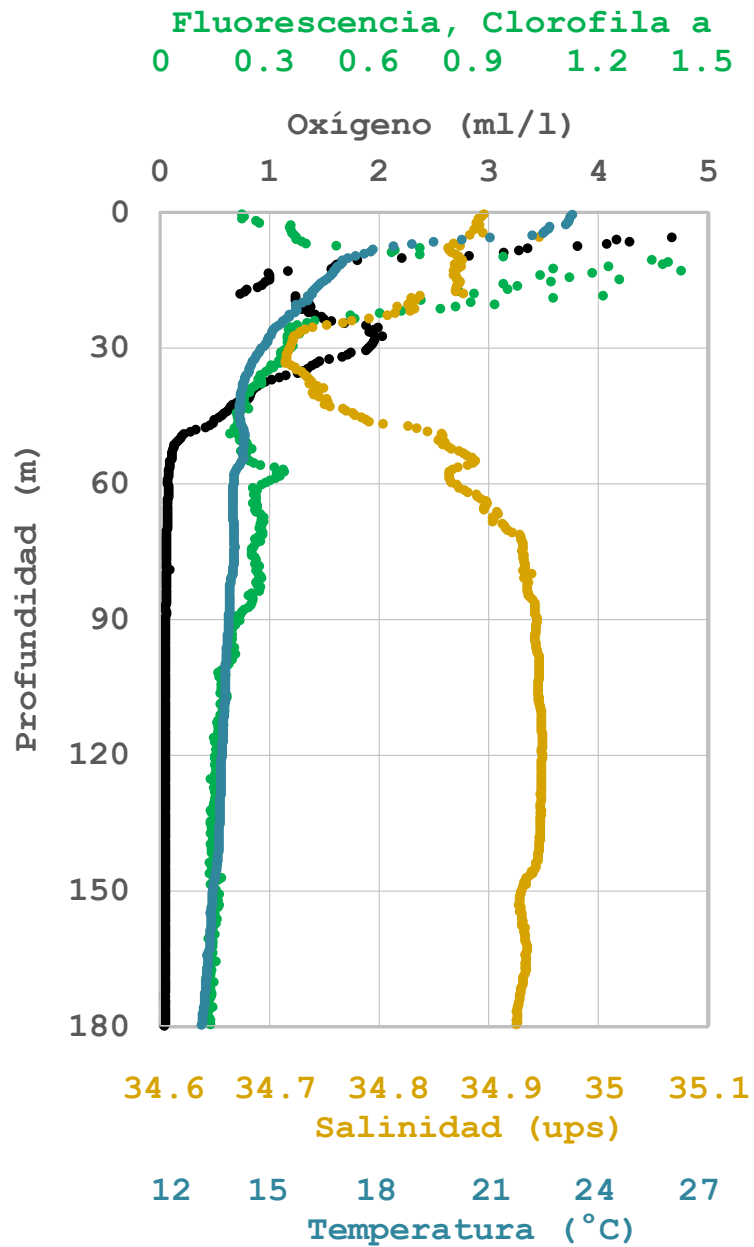


Figura 10. Perfil de parámetros oceanográficos en la estación G8 (Atico, ~ 17° LS).  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

## 6.2. Estructura Comunitaria de la Meiofauna

### 6.2.1. Composición de Grupos y Diversidad de la Meiofauna

En total se han identificado siete filos de la meiofauna: Nematoda, Arthropoda, Gastrotricha, Cephaloryncha, Turbellaria, Annelida y Nemertea. La riqueza de grupos, tanto a nivel taxonómico superior como al nivel de género y especie, ha estado mejor representada por los nemátodos, este grupo fue el más frecuente en todas las estaciones y constituyeron el componente más importante de la meiofauna (Tabla 2). Asimismo, gracias al esfuerzo de identificación especialmente desempeñado en este grupo, se ha logrado diferenciar cinco géneros, esto son: *Desmotersia*, *Desmodora*, *Chromaspirina*, *Halalaimus* y *Desmocolex* y tres morfotipos (potenciales géneros) para la familia Chromadoridae, indicados como morfotipo I, II y II (ver Tabla 2). Sólo se ha identificado una especie de nemátodo, *Desmotersia levinae* (Familia Selachinematidae).

La riqueza de grupos (i.e. el número de categorías taxonómicas identificadas) fluctuó entre 8 (Paita) y 16 (Pisco y Callao). En general, la riqueza estuvo por encima de 11 taxones en todas las estaciones (incluyendo aquellas estaciones dentro del núcleo de la ZMO). Asimismo, el índice de diversidad Shannon-Wiener ( $H'$ ) mostró valores puntuales entre 1,53 nits/Ind (Paita) y 1,92 nits/Ind (Atico), claramente influenciados por la importante densidad de los nemátodos, pero además por la presencia de especies o grupos raros (desde el punto de vista de la frecuencia de registro) como algunos copépodos de los Órdenes

Harpacticoida y Cyclopoida, e incluso la eventual presencia de quironómicos como *Echinoderes*, todo lo cual termina modulando el cálculo de dicho índice (el cual es dependiente de la densidad y de la resolución taxonómica del análisis).

Otro aspecto de la diversidad meiofaunal, es la presencia relevante que ha tenido el filo Arthropoda, especialmente en las estaciones G23 (Callao), G24 (Huacho) y G28 (Paita), aunque esta no ha sido, en términos de densidad, similar a aquella de los nemátodos, igual ha sido importante debido a que en todos los casos las muestras provienen de sedimentos fuertemente reducidos, es decir, en condiciones de hipoxia/anoxia severas. En este aspecto destacan copépodos como *Pseudobradia*, algunos malacostráceos y halacáridos.

Dos morfotipos (I y II) de gastrotrícos del género *Urodasys* fueron identificados en el gradiente batimétrico frente a Pisco (en las estaciones G11, G14, G15 y G24). Similarmente, cefalorrínicos del género *Echinoderes* fueron observados con una aparente mejor distribución, desde Paita (G28) hasta Atico (G8), aunque con densidades mínimas generalmente.

Un poco más frecuentes, los turbelarios también estuvieron casi homogéneamente distribuidos en todas las estaciones (excepto Paita).

Por su parte los anélidos estuvieron pobremente representados sólo en la estación G23 (Callao), punto en el cual se identificó un poliqueto, en fase

nectoqueta, de la familia Spionidae. Finalmente, nemertinos fueron identificados en las estaciones tanto en Atico como en Callao con mínimas densidades.

Tanto la diversidad de Shannon ( $H'$ ) como la dominancia de Simpson ( $D_s$ ) mostraron valores muy similares, algo parecido se observa en el índice asociado de la equitabilidad ( $J'$ ). Sin embargo, el índice de diversidad de Margalef ( $M$ ) es un poco más informativo en relación a la aparición de taxones poco frecuentes, debido a esto, es más alto el valor de  $M$  en las estaciones G14 (2.031, Pisco) y G23 (2.228, Callao), donde se reporta una relativamente mayor presencia de taxones poco frecuentes (e.g., pertenecientes a los filos Gastrotricha, Turbellaria, Cephalorhyncha, entre otros).

En relación al total, la fluctuación en la dominancia de nemátodos estuvo entre 98,1 % (G23, Callao) y 99,8 % (G11, Pisco). En general hubo muy poca variación en estos valores, pero si consideramos la relación entre dicha dominancia y el número de taxones identificados dentro de la nematofauna (i.e. % Nemátodos vs. Riqueza de Nematoda), obtenemos un mejor indicador de la riqueza nematofaunal en relación a las abundancias registradas (Tabla 2). Estos valores fluctuaron entre 9 (G11, Pisco) y 20 (G28, Paita) y dan una buena información acerca de los cambios espaciales en la diversidad de nemátodos de vida libre en cada estación del gradiente latitudinal.



Tabla 2. Diversidad y densidad (Ind/10 cm<sup>2</sup>) de la meiofauna bentónica en las estaciones de muestreo frente a la costa peruana. H': Índice de Diversidad Shannon-Wiener, D<sub>s</sub>: Índice de Diversidad Simpson, J: Equitabilidad de Pielou, M: Índice de Diversidad de Margalef. Los morfotipos son indicados en numeración romana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Phylum  | Clase        | Orden         | Suborden        | Familia         | Genero           | Especie / Fase / Morfotipo | Atico<br>G8         | G10   | G11   | G14   | G15   | Callao<br>G23 | Huacho<br>G24 | Paita<br>G28 |     |
|---|--------------|---------------|-----------------|-----------------|------------------|----------------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|---------------|---------------|--------------|-----|
| Nematoda                                      | Adenophorea  |               |                 |                 |                  |                            | 86                  | 113   | 58    | 103   | 63    | 88            | 42            | 50           |     |
|   |              |               | Chromadorida    | Chromadorina    | Chromadoridae    |                            | I                   | 236   | 128   | 222   | 321   | 90            | 276           | 351          |     |
|   |              |               |                 |                 |                  |                            | II                  | 154   | 27    | 19    | 89    | 32            | 38            | 26           | 126 |
|   |              |               |                 |                 |                  |                            | III                 | 104   | 241   | 173   | 25    | 53            |               | 119          |     |
|   |              |               |                 |                 | Selichenematidae | Desmotersia                | Desmotersia levinae |       | 2     | 1     | 1     |               |               |              |     |
|   |              |               |                 | Desmodorina     | Desmodoridae     | Desmodora                  |                     | 295   | 68    | 369   | 582   | 533           | 112           | 167          | 43  |
|   |              |               |                 |                 |                  | Chromaspirina              |                     | 15    | 23    | 52    |       | 65            | 11            | 3            |     |
|   |              |               |                 | Enoplina        | Oncholaimidae    |                            |                     | 221   | 287   | 203   | 388   | 299           | 230           | 301          | 149 |
|   |              |               |                 | Ironina         | Oxystominidae    | Halalaimus                 |                     | 60    | 91    | 105   | 78    | 38            | 52            | 57           | 45  |
|   |              |               | Desmoscolecida  | Desmoscolecina  | Desmoscolecidae  | Desmoscolex                |                     |       |       | 1     | 4     | 2             |               |              |     |
|   |              | Desmodorina   | Epsilonematidae |                 |                  | 9                          | 2                   | 5     | 10    | 13    | 16    | 13            |               |              |     |
| Arthropoda                                    | Maxillopoda  | Ciclopoida    |                 |                 |                  |                            | 1                   |       |       |       |       |               |               |              |     |
|   |              | Harpacticoida |                 |                 |                  |                            |                     |       |       | 1     |       | 2             | 4             |              |     |
|   |              |               |                 | Ectonosomatidae | Pseudobradya     |                            |                     |       |       |       | 1     |               |               |              |     |
|   | Ostracoda    | Halocyprida   | Halocypridina   | Halocypridae    |                  |                            |                     |       |       |       |       |               | 1             |              |     |
|   | Malacostraca | Amphipoda     |                 |                 |                  |                            |                     |       |       | 2     | 1     | 1             |               |              |     |
|   | Arachnida    | Acarina       |                 | Halacaridae     |                  |                            |                     |       |       |       | 1     |               |               |              |     |
| Gastrotricha                                  |              | Macrodasyida  |                 | Macrodasyidae   | Urodasys         | I                          |                     |       | 2     | 2     | 1     |               | 1             |              |     |
|   |              |               |                 |                 |                  | II                         |                     |       |       | 2     | 1     |               |               |              |     |
| Cephalorhyncha                                | Kinorhyncha  | Cyclorhagida  |                 | Echinoderidae   | Echinoderes      | I                          | 1                   | 1     |       |       |       | 2             |               | 1            |     |
|   |              |               |                 |                 |                  | II                         |                     |       |       |       |       | 1             |               |              |     |
| Turbellaria                                   |              |               |                 |                 |                  | I                          | 2                   | 4     |       | 3     | 1     | 7             | 3             |              |     |
|   |              |               |                 |                 |                  | II                         |                     | 2     |       | 2     |       |               |               |              |     |
| Annelida                                      | Polychaeta   | Spionida      |                 | Spionidae       |                  | Nectoqueta                 |                     |       |       |       |       | 2             |               |              |     |
| Nemertea                                      |              |               |                 |                 |                  |                            | 1                   |       |       |       |       | 1             |               |              |     |
| Total   | 7            | 10            | 7               | 13              | 8                |                            | 1185                | 989   | 1210  | 1613  | 1191  | 839           | 1086          | 419          |     |
| Riqueza                                       |              |               |                 |                 |                  |                            | 13                  | 13    | 12    | 16    | 13    | 16            | 13            | 8            |     |
| H'  |              |               |                 |                 |                  |                            | 1,922               | 1,872 | 1,854 | 1,679 | 1,640 | 1,780         | 1,731         | 1,529        |     |
| D <sub>s</sub>                                |              |               |                 |                 |                  |                            | 0,832               | 0,813 | 0,813 | 0,763 | 0,722 | 0,782         | 0,779         | 0,748        |     |
| J'  |              |               |                 |                 |                  |                            | 0,749               | 0,730 | 0,746 | 0,606 | 0,639 | 0,642         | 0,675         | 0,735        |     |
| M   |              |               |                 |                 |                  |                            | 1,696               | 1,740 | 1,550 | 2,031 | 1,694 | 2,228         | 1,717         | 1,159        |     |
| Dominancia Nemátodos (%)                      |              |               |                 |                 |                  |                            | 99,6                | 99,3  | 99,8  | 99,3  | 99,7  | 98,1          | 99,4          | 98,6         |     |
| Densidad Nemátodos (%) /<br>Riqueza Nemátodos |              |               |                 |                 |                  |                            | 11                  | 10    | 9     | 10    | 10    | 12            | 11            | 20           |     |

### 6.2.2. Análisis de Agrupación y Similitud Comunitaria

El análisis de similitudes mostró un registro mínimo de similitud comunitaria del 60 % y máximo de alrededor del 90 % para algunas estaciones (basado especialmente en la similitud aportada por las familias de nemátodos identificados). En general, las estaciones del gradiente batimétrico frente a Pisco exhibieron la similitud comunitaria más clara (Fig. 11A), especialmente las estaciones G11 y G15, las cuales alcanzaron casi un 90 % de similitud. De este análisis también se deduce que la estación frente a Huacho (G24) está más relacionada, por su similitud comunitaria, con las estaciones de Pisco que con la estación más cercana, esta es, Callao (G23). Asimismo, el análisis también muestra una clara segregación de la estación G28 (Paita), especialmente con aquellas estaciones del sector sur de la costa.

Vista esta información en el plano espacial (Fig. 11B), es posible confirmar la agrupación de estaciones (sector centro y sur de la costa), espacialmente muy separadas de la G28 (Paita), lo cual da como resultado dos grupos comunitarios bien diferenciados. A pesar que se aumentó críticamente el valor del *Stress* (0,1) para mostrar claramente la disposición de los puntos sobre el plano (y la visualización del factor Sector), esto no alteró el patrón de agrupación en el espacio (en el cual la estación G28 es ubicada como un punto espacialmente lejano de las demás).

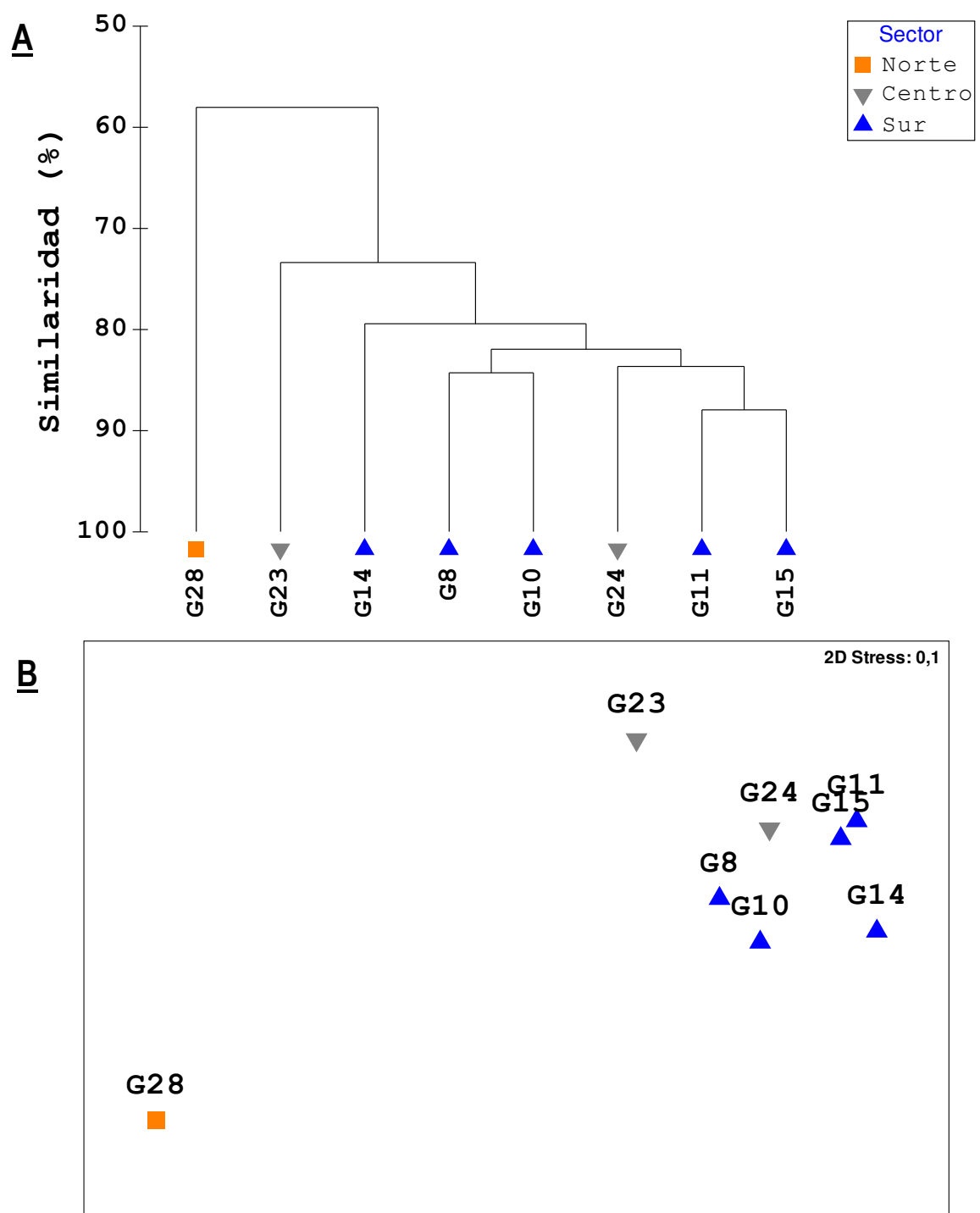


Figura 11. Análisis de agrupamiento (A) y visualización espacial (B) sobre datos de densidad de la meiofauna en las estaciones de muestreo frente a la costa peruana. El valor de *Stress* fue aumentado (verificando la disposición espacial) para favorecer la visualización de los puntos. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Por su parte, los resultados del PCoA muestran dos ejes fuertemente influenciados por el agrupamiento de las estaciones, los cuales explican el 54 (eje X) y 21.7 % (eje Y) de la variación total de los datos (Fig. 12). En el eje principal (PCO1) es la estación G28 la que muestra la diferenciación espacial más clara, y por lo tanto, explica la mayor parte de la variación en este eje. En el PCO2 lo más resaltante es la lejanía espacial en el plano de la estación G23, especialmente del agrupamiento entre las estaciones del Sector Sur.

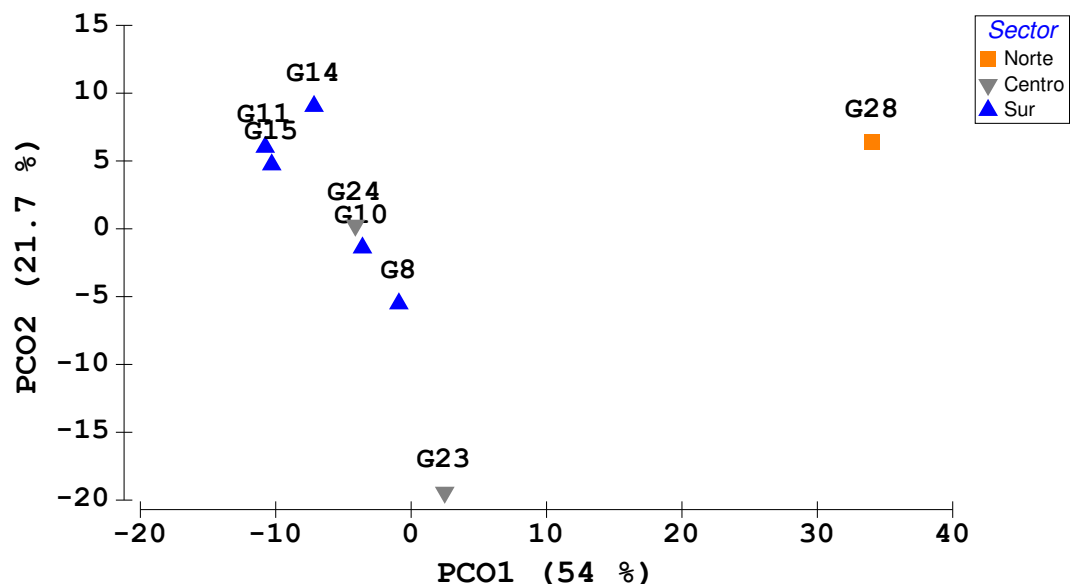


Figura 12. Resultados del Análisis de Coordenadas Principales. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En relación a los aportes de cada taxón y la similaridad comunitaria encontrada dentro de cada Sector, la similaridad promedio para el Sector Centro fue 77,03 % y las contribuciones más importantes fueron de los taxones Chromadoridae I (16,81 %), Oncholaimidae (16,06 %), *Desmodora* (13,42 %) y *Halalaimus* (11,08 %), los cuales en total representan el 57,37 % acumulado de la similaridad en este sector de la

costa. Por su parte, en el Sector Sur, la similaridad promedio fue 81,32 % y las contribuciones más significativas fueron de Oncholaimidae (14,82 %), *Desmodora* (14,19 %), Chromadoridae I (12,91 %) y Adenophorea (10,91 %), entre estos cuatro taxones totalizan más del 50 % de la similaridad comunitaria acumulada para este sector.

El análisis de disimilaridad entre sectores de la costa, registra para el grupo Norte-Centro un valor promedio de 40,59 % y las principales cinco contribuciones fueron de Chromadoridae I (20,91 %), Epsilonematidae (9,69 %), Chromadoridae III (8,35 %), *Chromaspirina* (7,78 %) y Turbellaria I (7,31 %) (Tabla 3). Estos cinco taxones constituyen más del 50 % del total acumulado en términos de disimilaridad comunitaria.

Tabla 3. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Norte-Centro de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones           | Sector              |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|-------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                   | Norte               | Centro              |                        |                    |                  |               |
|                   | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| Chromadoridae I   | 0,00                | 4,20                | 8,49                   | 15,26              | 20,91            | 20,91         |
| Epsilonematidae   | 0,00                | 1,95                | 3,93                   | 73,44              | 9,69             | 30,6          |
| Chromadoridae III | 0,00                | 1,65                | 3,39                   | 0,71               | 8,35             | 38,95         |
| Chromaspirina     | 0,00                | 1,57                | 3,16                   | 4,87               | 7,78             | 46,73         |
| Turbellaria I     | 0,00                | 1,47                | 2,97                   | 7,91               | 7,31             | 54,04         |
| Halocyprididae    | 1,00                | 0,00                | 2,02                   | 43,31              | 4,97             | 59,01         |
| Amphipoda         | 0,00                | 1,00                | 2,02                   | 43,31              | 4,97             | 63,99         |
| Chromadoridae II  | 3,35                | 2,37                | 1,98                   | 5,41               | 4,88             | 68,87         |
| Desmodora         | 2,56                | 3,42                | 1,75                   | 3,31               | 4,31             | 73,18         |
| Harpacticoida     | 1,41                | 0,59                | 1,64                   | 0,99               | 4,03             | 77,2          |
| Echinoderes I     | 1,00                | 0,59                | 1,21                   | 1,02               | 2,99             | 80,2          |
| Spionidae         | 0,00                | 0,59                | 1,18                   | 0,71               | 2,91             | 83,1          |
| Oncholaimidae     | 3,49                | 4,03                | 1,09                   | 2,64               | 2,68             | 85,78         |
| Urodasys I        | 0,00                | 0,50                | 1,03                   | 0,71               | 2,53             | 88,31         |
| Pseudobryozoa     | 0,00                | 0,50                | 0,99                   | 0,71               | 2,45             | 90,76         |
| Halacaridae       | 0,00                | 0,50                | 0,99                   | 0,71               | 2,45             | 93,2          |
| Echinoderes II    | 0,00                | 0,50                | 0,99                   | 0,71               | 2,45             | 95,65         |
| Nemertea          | 0,00                | 0,50                | 0,99                   | 0,71               | 2,45             | 98,09         |
| Adenophorea       | 2,66                | 2,80                | 0,52                   | 1,29               | 1,27             | 99,37         |
| Halalaimus        | 2,59                | 2,72                | 0,26                   | 2,7                | 0,63             | 100           |

El grupo Norte-Sur (Tabla 4) registró un 42,52 % como valor promedio de disimilaridad (el más alto entre los agrupamientos). Las contribuciones más importantes fueron de Chromadoridae I (17,16 %), Chromadoridae III (14,73 %), *Chromaspirina* (9,21 %), *Desmodora* (7,69 %) y Epsilonematidae (7,53 %). Estos taxones representaron el 56,32 % del total de componentes discriminantes.

Tabla 4. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Norte-Sur de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones              | Sector              |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|----------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                      | Norte               | Sur                 |                        |                    |                  |               |
|                      | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| Chromadoridae I      | 0,00                | 3,69                | 7,3                    | 10,03              | 17,16            | 17,16         |
| Chromadoridae III    | 0,00                | 3,14                | 6,26                   | 4,04               | 14,73            | 31,89         |
| Chromaspirina        | 0,00                | 1,94                | 3,91                   | 1,69               | 9,21             | 41,1          |
| Desmodora            | 2,56                | 4,22                | 3,27                   | 2,08               | 7,69             | 48,79         |
| Epsilonematidae      | 0,00                | 1,62                | 3,2                    | 6,09               | 7,53             | 56,32         |
| Harpacticoida        | 1,41                | 0,20                | 2,44                   | 2,6                | 5,73             | 62,05         |
| Halocyprididae       | 1,00                | 0,00                | 1,98                   | 23,79              | 4,66             | 66,71         |
| Turbellaria I        | 0,00                | 0,98                | 1,94                   | 1,72               | 4,55             | 71,27         |
| Chromadoridae II     | 3,35                | 2,67                | 1,51                   | 1,49               | 3,56             | 74,83         |
| Desmoscolex          | 0,00                | 0,72                | 1,41                   | 1,08               | 3,31             | 78,14         |
| Urodasys I           | 0,00                | 0,68                | 1,33                   | 1,09               | 3,12             | 81,26         |
| Desmotersia leviniae | 0,00                | 0,64                | 1,26                   | 1,08               | 2,96             | 84,22         |
| Echinoderes I        | 1,00                | 0,40                | 1,18                   | 1,09               | 2,77             | 86,99         |
| Oncholaimidae        | 3,49                | 4,07                | 1,13                   | 2,36               | 2,65             | 89,65         |
| Turbellaria II       | 0,00                | 0,48                | 0,92                   | 0,73               | 2,17             | 91,81         |
| Urodasys II          | 0,00                | 0,44                | 0,84                   | 0,73               | 1,98             | 93,79         |
| Halalaimus           | 2,59                | 2,91                | 0,71                   | 1,67               | 1,67             | 95,47         |
| Adenophorea          | 2,66                | 3,01                | 0,7                    | 1,62               | 1,64             | 97,11         |
| Amphipoda            | 0,00                | 0,24                | 0,44                   | 0,45               | 1,03             | 98,13         |
| Ciclopoida           | 0,00                | 0,20                | 0,4                    | 0,45               | 0,93             | 99,07         |
| Nemertea             | 0,00                | 0,20                | 0,4                    | 0,45               | 0,93             | 100           |

Por su parte, el grupo Centro-Sur registró un valor promedio de disimilaridad de 22,15 % (el más bajo de los tres agrupamientos por sector). La contribución a esta disimilaridad estuvo principalmente representada por los taxones Chromadoridae III (12,95 %), *Desmodora* (7,16 %), *Chromaspirina* (7,01 %), Amphipoda (5,99 %) y *Desmocolex* (5,04 %) (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Centro-Sur de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones             | Sector              |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                     | Centro              | Sur                 |                        |                    |                  |               |
|                     | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| Chromadoridae III   | 1,65                | 3,140               | 2,87                   | 1,25               | 12,95            | 12,95         |
| Desmodora           | 3,42                | 4,220               | 1,59                   | 2,53               | 7,16             | 20,11         |
| Chromaspirina       | 1,57                | 1,940               | 1,55                   | 1,96               | 7,01             | 27,11         |
| Amphipoda           | 1,00                | 0,240               | 1,33                   | 2,40               | 5,99             | 33,10         |
| Desmoscolex         | 0,00                | 0,720               | 1,12                   | 1,15               | 5,04             | 38,14         |
| Desmotersia levinae | 0,00                | 0,640               | 1,00                   | 1,15               | 4,49             | 42,63         |
| Harpacticoida       | 0,59                | 0,200               | 0,94                   | 0,99               | 4,24             | 46,88         |
| Echinoderes I       | 0,59                | 0,400               | 0,93                   | 1,07               | 4,19             | 51,07         |
| Spionidae           | 0,59                | 0,000               | 0,92                   | 0,95               | 4,15             | 55,22         |
| Urodasys I          | 0,50                | 0,680               | 0,90                   | 1,08               | 4,05             | 59,27         |
| Chromadoridae I     | 4,20                | 3,69                | 0,86                   | 1,29               | 3,89             | 63,16         |
| Turbellaria I       | 1,47                | 0,98                | 0,80                   | 0,92               | 3,62             | 66,78         |
| Nemertea            | 0,50                | 0,2                 | 0,78                   | 0,95               | 3,51             | 70,29         |
| Pseudobradya        | 0,50                | 0                   | 0,77                   | 0,95               | 3,49             | 73,78         |
| Halacaridae         | 0,50                | 0                   | 0,77                   | 0,95               | 3,49             | 77,28         |
| Echinoderes II      | 0,50                | 0                   | 0,77                   | 0,95               | 3,49             | 80,77         |
| Turbellaria II      | 0,00                | 0,48                | 0,73                   | 0,77               | 3,30             | 84,07         |
| Chromadoridae II    | 2,37                | 2,67                | 0,73                   | 1,08               | 3,30             | 87,36         |
| Urodasys II         | 0,00                | 0,44                | 0,67                   | 0,77               | 3,02             | 90,39         |
| Epsilonematidae     | 1,95                | 1,62                | 0,52                   | 1,20               | 2,36             | 92,74         |
| Adenophorea         | 2,80                | 3,01                | 0,51                   | 1,43               | 2,29             | 95,03         |
| Halalaimus          | 2,72                | 2,91                | 0,44                   | 1,82               | 2,01             | 97,04         |
| Oncholaimidae       | 4,03                | 4,07                | 0,34                   | 1,33               | 1,55             | 98,59         |
| Ciclopoida          | 0,0                 | 0,2                 | 0,31                   | 0,47               | 1,41             | 100           |

Finalmente, los resultados globales del análisis de similaridad (ANOSIM) entre sitios (Sectores) no muestran una diferencia importante en la estructura comunitaria meiofaunal, al menos no estadísticamente significativa, no obstante el alto valor del estadístico R de la prueba ( $p=0.065$ ,  $R=0.53$ ). Algo similar ocurre cuando se realiza el análisis Sector por Sector, pero en ningún caso es significativo (ni siquiera en el análisis del Sector Sur vs. Centro, donde se realizó el mayor número de permutaciones posibles debido al mayor número sitios,  $p=0.238$ ,  $R=0.2$ ).

Por otro lado, el análisis de disimilaridad comunitaria aplicado para las comunidades cuantificadas a lo largo del talud (estaciones en el gradiente batimétrico de Pisco), muestran un valor de disimilaridad promedio igual a 18,6 % para el agrupamiento talud Superior-Inferior (Tabla 6). La mayor contribución a esta disimilaridad comunitaria fue de *Desmodora* (14.82 %), seguido de *Turbellaria* II (10.24 %), *Urodasys* I (9.42 %) y *Desmocollex* (9.42 %). En el aporte acumulado, estos cuatro taxones representaron alrededor del 50 % de la disimilaridad dentro de este agrupamiento.

Tabla 6. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Superior-Inferior de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones                    | Talud               |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|----------------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                            | Superior            | Inferior            |                        |                    |                  |               |
|                            | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| <i>Desmodora</i>           | 2,87                | 4,59                | 2,76                   | 5,88               | 14,82            | 14,82         |
| <i>Turbellaria</i> II      | 1,19                | 0,00                | 1,91                   | 309,36             | 10,24            | 25,06         |
| <i>Urodasys</i> I          | 0,00                | 1,09                | 1,76                   | 7,97               | 9,42             | 34,48         |
| <i>Desmoscolex</i>         | 0,00                | 1,09                | 1,76                   | 8,4                | 9,42             | 43,9          |
| <i>Echinoderes</i> I       | 1,00                | 0,00                | 1,61                   | 309,36             | 8,61             | 52,51         |
| <i>Turbellaria</i> I       | 1,41                | 0,50                | 1,47                   | 1,29               | 7,88             | 60,39         |
| <i>Chromadoridae</i> III   | 3,94                | 3,16                | 1,25                   | 1,19               | 6,68             | 67,07         |
| <i>Desmotersia levinae</i> | 1,19                | 0,50                | 1,1                    | 0,98               | 5,92             | 73,00         |
| <i>Chromaspirina</i>       | 2,19                | 2,76                | 0,92                   | 5,34               | 4,93             | 77,92         |
| <i>Epsilonematidae</i>     | 1,19                | 1,70                | 0,81                   | 1,79               | 4,37             | 82,29         |
| <i>Urodasys</i> II         | 0,00                | 0,50                | 0,8                    | 0,71               | 4,29             | 86,59         |
| <i>Adenophorea</i>         | 3,26                | 2,79                | 0,76                   | 11,16              | 4,06             | 90,65         |
| <i>Chromadoridae</i> I     | 3,36                | 3,47                | 0,63                   | 2,57               | 3,36             | 94,01         |
| <i>Halalaimus</i>          | 3,09                | 2,84                | 0,58                   | 1,03               | 3,09             | 97,09         |

En el caso del agrupamiento Talud Superior-Medio la disimilaridad promedio fue 23.69 % (el valor de disimilitud más alto entre los agrupamientos elegidos) y la mayor contribución porcentual fue de *Chromaspirina* (13.72 %), *Desmodora* (12.78 %), *Chromadoridae* III (10.67 %) y *Desmocollex* (8.86 %) (Tabla 7). En el aporte acumulado estos cuatro taxones representaron casi el 50 % de la disimilaridad comunitaria en este agrupamiento.



Tabla 7. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Superior-Medio de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones           | Talud               |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|-------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                   | Superior            | Medio               |                        |                    |                  |               |
|                   | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| Chromaspirina     | 2,19                | 0,00                | 3,25                   | n.d.               | 13,72            | 13,72         |
| Desmodora         | 2,87                | 4,91                | 3,03                   | n.d.               | 12,78            | 26,49         |
| Chromadoridae III | 3,94                | 2,24                | 2,53                   | n.d.               | 10,67            | 37,16         |
| Desmoscolex       | 0,00                | 1,41                | 2,1                    | n.d.               | 8,86             | 46,02         |
| Amphipoda         | 0,00                | 1,19                | 1,76                   | n.d.               | 7,45             | 53,47         |
| Urodasys I        | 0,00                | 1,19                | 1,76                   | n.d.               | 7,45             | 60,92         |
| Urodasys II       | 0,00                | 1,19                | 1,76                   | n.d.               | 7,45             | 68,36         |
| Harpacticoida     | 0,00                | 1,00                | 1,48                   | n.d.               | 6,26             | 74,63         |
| Echinoderes I     | 1,00                | 0,00                | 1,48                   | n.d.               | 6,26             | 80,89         |
| Chromadoridae I   | 3,36                | 4,23                | 1,29                   | n.d.               | 5,44             | 86,33         |
| Chromadoridae II  | 2,28                | 3,07                | 1,17                   | n.d.               | 4,96             | 91,29         |
| Epsilonematidae   | 1,19                | 1,78                | 0,87                   | n.d.               | 3,69             | 94,98         |
| Oncholaimidae     | 4,12                | 4,44                | 0,48                   | n.d.               | 2,02             | 97            |

En relación a los valores de disimilitud estimados para el agrupamiento Talud Medio-Inferior (Tabla 8), el valor de disimilitud promedio para este caso fue 19.1 %. Al igual que el caso anterior, *Chromaspirina* alcanzó la contribución más importante a la disimilaridad dentro de este agrupamiento (21.52 %), seguido de Amphipoda (9.26 %), Turbellaria II (9.26 %) y Harpacticoida (7.79 %).

Tabla 8. Resultados del análisis SIMPER aplicado a la meiofauna del grupo Talud Medio-Inferior de la costa peruana. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Taxones             | Talud               |                     | Disimilaridad Promedio | Disimilaridad/D.E. | Contribución (%) | Acumulado (%) |
|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                     | Medio               | Inferior            |                        |                    |                  |               |
|                     | Abundancia Promedio | Abundancia Promedio |                        |                    |                  |               |
| Chromaspirina       | 0,00                | 2,76                | 4,09                   | 27,43              | 21,52            | 21,52         |
| Amphipoda           | 1,19                | 0,00                | 1,76                   | 335,29             | 9,26             | 30,78         |
| Turbellaria II      | 1,19                | 0,00                | 1,76                   | 335,29             | 9,26             | 40,04         |
| Harpacticoida       | 1,00                | 0,00                | 1,48                   | 335,29             | 7,79             | 47,83         |
| Chromadoridae III   | 2,24                | 3,16                | 1,37                   | 1,41               | 7,22             | 55,06         |
| Chromadoridae II    | 3,07                | 2,23                | 1,24                   | 4,03               | 6,53             | 61,59         |
| Turbellaria I       | 1,32                | 0,50                | 1,21                   | 1,15               | 6,37             | 67,95         |
| Chromadoridae I     | 4,23                | 3,47                | 1,13                   | 1,39               | 5,94             | 73,89         |
| Urodasys II         | 1,19                | 0,50                | 1,02                   | 0,97               | 5,38             | 79,27         |
| Desmotersia levinae | 1,00                | 0,50                | 0,74                   | 0,71               | 3,89             | 83,15         |
| Oncholaimidae       | 4,44                | 3,97                | 0,7                    | 1,73               | 3,68             | 86,83         |
| Adenophorea         | 3,19                | 2,79                | 0,59                   | 9,47               | 3,09             | 89,93         |
| Halalaimus          | 2,97                | 2,84                | 0,53                   | 1,97               | 2,8              | 92,72         |
| Desmoscolex         | 1,41                | 1,09                | 0,47                   | 2,37               | 2,49             | 95,21         |

### **6.2.3. Dominancia en los Gradientes Latitudinal y Batimétrico**

En relación a la comparación latitudinal de la dominancia, en primera instancia, como se ha indicado anteriormente, los nemátodos fueron el taxón numéricamente dominante en todas las estaciones de estudio (con una dominancia por encima del 98 %). Este patrón de control de la comunidad fue independiente de la profundidad de la estación y de la ubicación latitudinal de la misma. Sin embargo, es importante explorar dicha dominancia nematofaunal dentro del filo; por ejemplo, si consideramos los aportes porcentuales de las primeras dos familias más importantes, en la estación del norte (G28, Paíta) dos familias de nemátodos fueron particularmente importantes en términos numéricos, en primer lugar, la familia Chromadoridae (II) y en segundo la Oncholaimidae, las cuales alcanzaron un 31 % y 36 %, respectivamente. En el caso del sitio G24 (Huacho), estas dos familias también fueron las de mayor aporte numérico y totalizaron un 28 % (Oncholaimidae) y 33 % (Chromadoridae I). En relación a la estación G23 (Callao), se alcanzó un 28 % (Oncholaimidae) y 34 % (Chromadoridae I) entre los nemátodos identificados.

La dominancia porcentual en el gradiente batimétrico (estaciones frente a Pisco) fue de la siguiente forma: en la estación G10 (especialmente considerada como Talud Superior) las familias dominantes fueron Chromadoridae III (25 %) y Oncholaimidae (29,2 %). La otra estación del Talud Superior, G14, registró un cambio en la dominancia numérica, Oncholaimidae totalizó 24,2 % y Desmodoridae (con el género

*Desmodora*) alcanzó un 36,4 %. Por su parte, en la estación del Talud Medio (G15), Oncholaimidae alcanzó un 25,1 % y Desmodoridae (*Desmodora*) el 44,9 %. En el Talud Inferior, la estación G11 registró un 18,4 % para Chromadoridae I y un 30,5 % para Desmodoridae (*Desmodora*). Finalmente, estos mismos dos taxones alcanzaron un 20 % y 25 %, respectivamente, en la estación G8 (Atico).

Si inspeccionamos los cambios en la dominancia acumulada (Fig. 13) entre todas las estaciones (considerando todos los taxones identificados), podemos observar que la estación G28 es la que exhibe los cambios más rápidos en la dominancia dentro de la comunidad de este sitio (tan sólo unos pocos taxones acumulan más del 50 % de las densidades). En tanto, cambios un poco más paulatinos en la dominancia de la comunidad pueden ser observados en las estaciones G8, G10, G11 y G15, donde la abundancia de individuos está relativamente mejor distribuida entre más taxones.

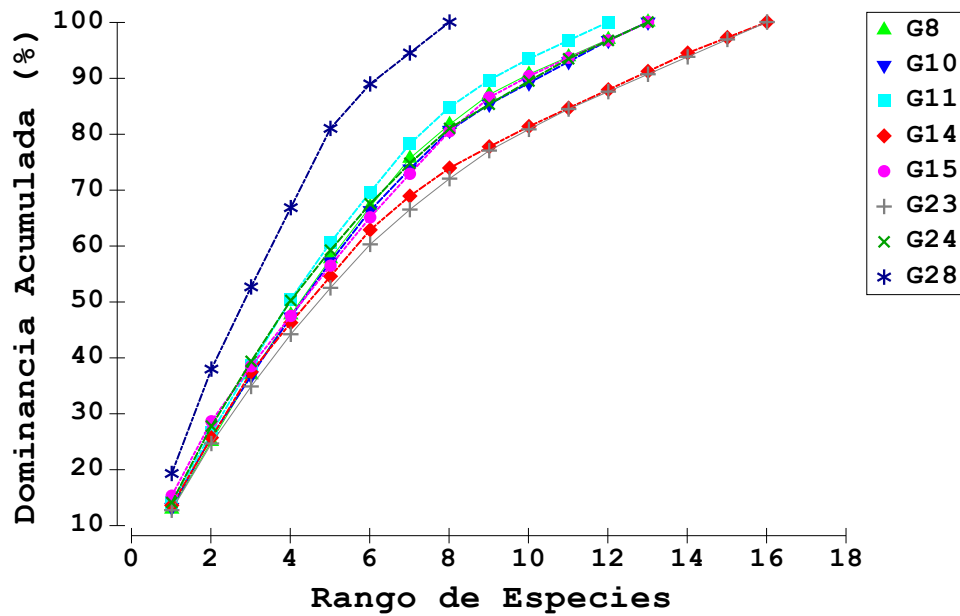


Figura 13. Dominancia acumulada vs. Rango de especies (taxones) identificados en el gradiente latitudinal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En cambio, en las estaciones G14 y G23 se observa un incremento menos pronunciado de la dominancia y un mayor alcance en el rango de taxones identificados para dicho sitio.

Por otro lado, los cambios en la dominancia acumulada de la meiofauna en el gradiente batimétrico frente a Pisco (Fig. 14), muestran una relativamente alta dominancia en la comunidad en todos los estratos establecidos en este estudio (i.e. Talud Superior, Medio e Inferior); no obstante, los sitios ubicados en el talud inferior exhibieron un incremento de la curva de dominancia ligeramente más rápido.

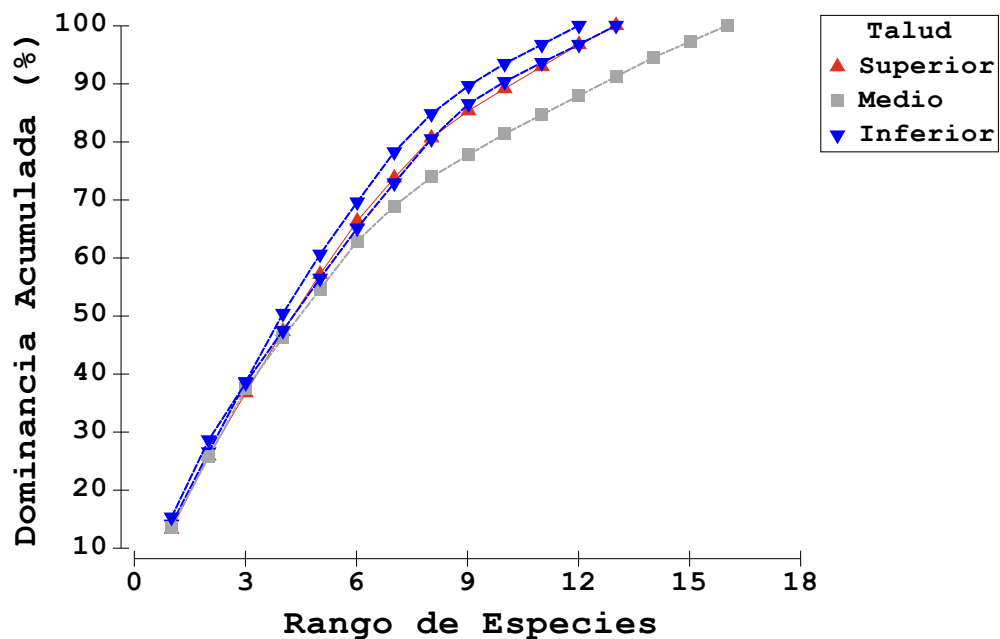


Figura 14. Dominancia acumulada vs. Rango de especies (taxones) identificados en el gradiente batimétrico. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Resumiendo, tanto en el gradiente latitudinal como en el batimétrico, tres familias de nemátodos fueron las de mayor dominancia y aporte para la comunidad de la meiofauna, estas fueron Chromadoridae, Desmodoridae y Oncholaimidae; sin embargo, las alternancias en la dominancia espacial de estas familias también debe ser evaluada considerando que entre el 3 y el 11 % del total de nemátodos cuantificados no han logrado ser identificados al nivel de familia o género.

#### 6.2.4. Cambios Espaciales en la Densidad

El análisis de los cambios latitudinales (aplicado a la nematofauna, > 98 % del total de la meiofauna) muestra una ligera, pero significativa, diferencia en las densidades de la meiofauna cuantificada en los ocho puntos de muestreo (Fig. 15). Esto es más notorio cuando comparamos los valores entre sectores extremos de la costa (i.e. Norte y Sur).

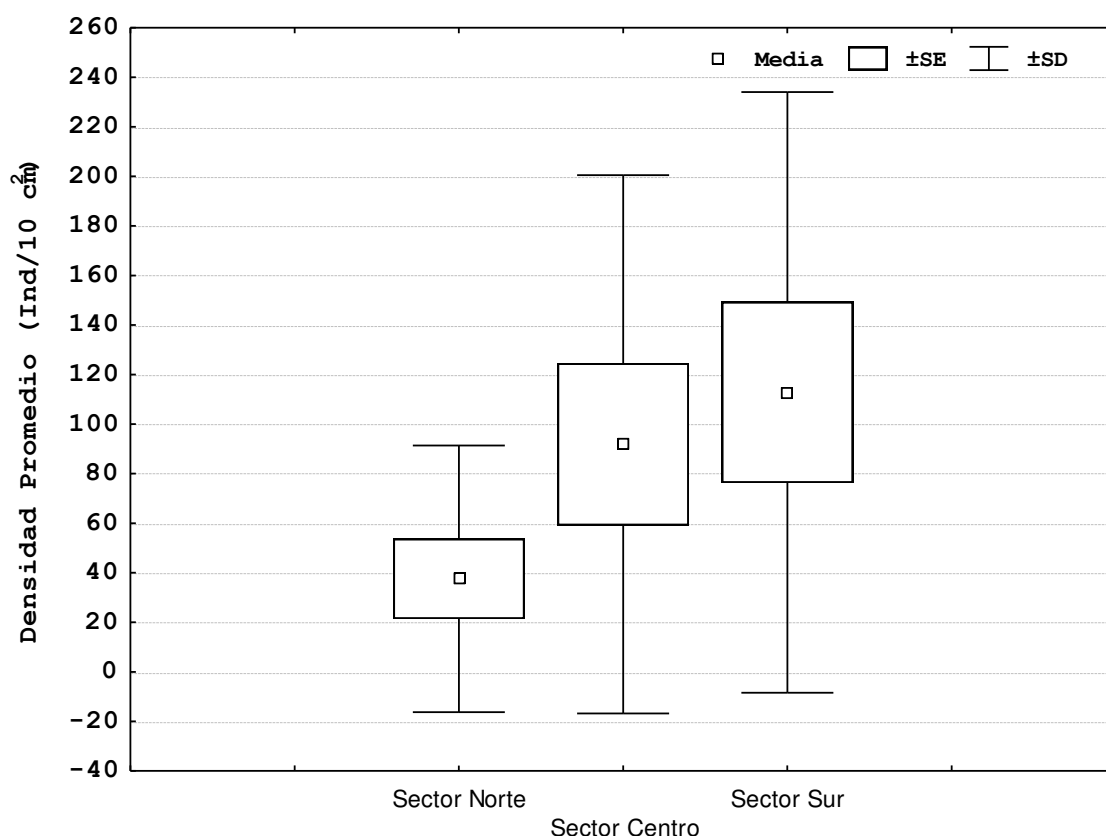


Figura 15. Cambios latitudinales en la densidad meiofaunal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

En efecto, resultados del análisis de la varianza (Comparaciones Múltiples de Friedman) de las densidades muestran diferencias significativas a un nivel latitudinal ( $\chi^2 = 12,19$ ; (11);  $p < 0,01$ ), lo cual fue coherente con resultados de disimilaridad comunitaria promedio (SIMPER, a nivel de sectores) máxima de 42,5 % (Norte vs Sur).

No obstante, en el caso del gradiente batimétrico frente a Pisco, no se detectaron cambios significativos asociados a la profundidad ( $\chi^2 = 2,36$ ; (11);  $p = 0,31$ ), aunque a simple vista el Talud Superior concentró un mayor número de nemátodos (Fig. 16).

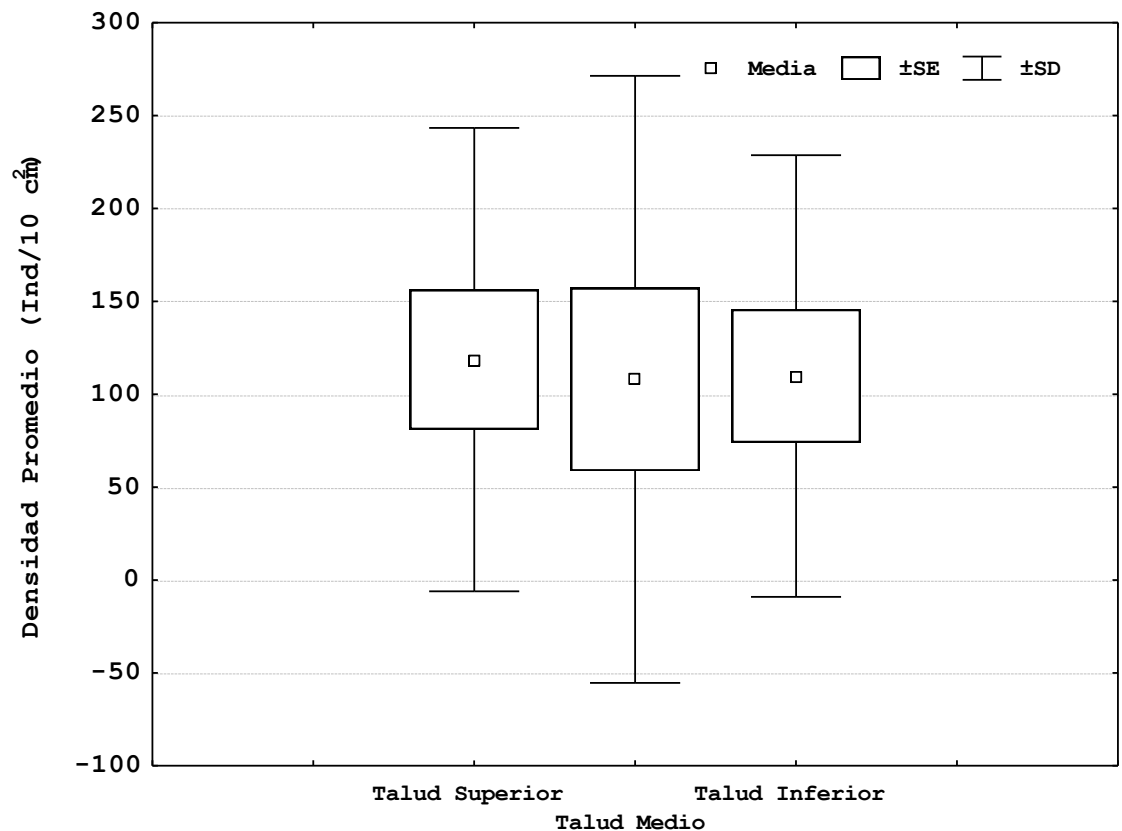


Figura 16. Cambios batimétricos en la densidad meiofaunal. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

### 6.3. Factores Ambientales y su Influencia sobre la Comunidad Meiofaunal

Después de evaluar mediante gráfico de sedimentación el número de componentes relativamente óptimo (puede no tener una clara determinación numérica y, en cambio, estar más dependiente del criterio del investigador o calidad de los datos), se generó una disposición

espacial de las variables en relación a dos componentes que explican más del 65 % de la varianza de los datos (Tabla 9).

Tabla 9. Varianza de cada Componente Principal estimado. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

| Componente | Eigenvalores | % Varianza | % Varianza Acumulada |
|------------|--------------|------------|----------------------|
| 1          | 7,08         | 50,60      | 51                   |
| 2          | 2,43         | 17,30      | 68                   |
| 3          | 1,86         | 13,30      | 81                   |
| 4          | 1,21         | 8,70       | 90                   |
| 5          | 0,84         | 6,00       | 96                   |
| 6          | 0,44         | 3,10       | 99                   |
| 7          | 0,14         | 1,00       | 100                  |

Las variables (biológicas más otras ambientales) estuvieron relativamente bien centradas en el gráfico (Fig. 17), tanto en el primer componente como en el segundo (limitando alrededor de -2 y 2). Sin embargo, en la mayor parte de los casos no se observó una relación direccional suficientemente clara (o esperada) entre variables evaluadas (e.g. densidad de taxones) y explicativas (e.g. fluorescencia u oxígeno).

La sobreposición de las observaciones (estaciones) sobre el gráfico da una idea de los casos donde algunas variables mostraron una correlación. Por ejemplo, nemátodos y gusanos gastrotricos aparentemente estuvieron mejor relacionados al contenido de carbono orgánico, aunque esta asociación es restringida (estaciones comunitariamente muy similares como G14 y G15) y no muy clara. Por otro lado, filos como Nemertea, Cephalorhyncha y Annelida estuvieron relativamente bien asociados en relación a la temperatura (e.g. G8 ó G23), algo similar ocurrió con Arthropoda y Turbellaria pero con la salinidad.



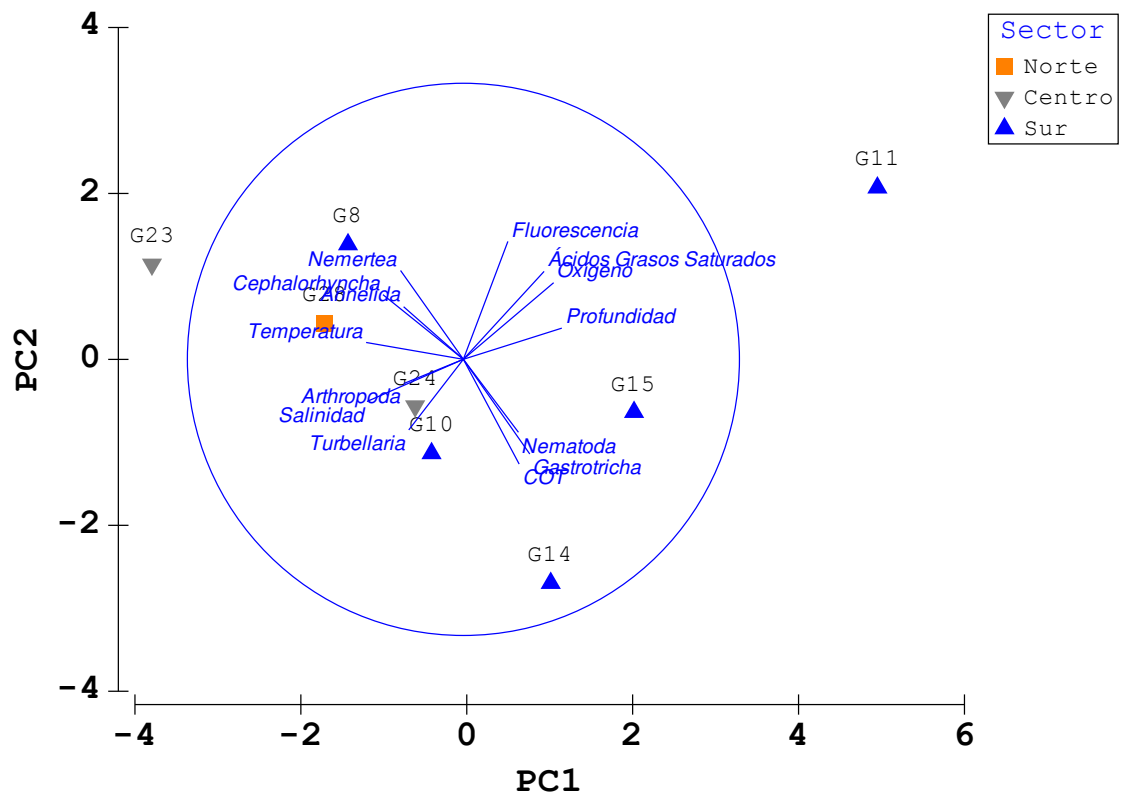


Figura 17. Resultados del Análisis de Componentes Principales. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

Posteriormente, se trabajó con los datos transformados para explorar (mediante regresiones) algunas de las posibles relaciones sugeridas por el análisis de componentes, pero no se logró una imagen clara o significativa. La excepción fue la relación de los nemátodos con la profundidad (una asociación que en sí misma no es suficientemente explicativa, en cambio, puede reflejar covarianza con otros factores relacionados subestimados o no evaluados).

Asimismo, los resultados de las Correlaciones de Spearman (Tabla 10) indican que factores como el oxígeno ( $p = 0,62$ ) o el alimento ( $p = 0,48$ ) no mostraron influencia significativa sobre los cambios poblacionales (e.g. nemátodos, gastrotricos, turbelarios no parecieron responder críticamente

a estos dos factores); no obstante, la profundidad ( $p = 0,71$ ) como variable explicativa del poblamiento de algunos componentes de la meiofauna (como los nemátodos), sí fue un factor estadísticamente significativo ( $p > 0,05$ ) a tomar en cuenta. Sin embargo, cuando se exploró esta señal a un nivel más específico (resultados no mostrados), considerando a las familias de nemátodos más importantes (i.e. Chromadoridae, Desmodoridae, Oncholaimidae e incluso Oxystominidae), no se observaron correlaciones significativas (lo cual podría indicar una aparente respuesta, no al nivel específico, sino al nivel de ensamble de nemátodos). Sobre esto mismo, también se observó una relación significativa ( $p < 0,05$ ) de la familia Desmodoridae con otros grupos meiofaunales como Gastrotricha (positiva) y Cephalorhyncha (negativa), los cuales también mostraron cambios espaciales asociados con la profundidad.

Tabla 10. Coeficientes de correlación de Spearman. Valores en rojo (Var. Ambiental vs. Var. Biológica) y azul (Var. Ambiental vs. Ambiental) son estadísticamente significativos a un valor de  $p < 0,05$ . Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.

|                         | Nematoda | Profundidad | Temperatura | Oxígeno | Salinidad | Fluorescencia | COT   | Ácidos Grasos Saturados | Arthropoda | Gastrotricha | Turbellaria | Annelida | Nemertea | Cephalorhyncha |
|-------------------------|----------|-------------|-------------|---------|-----------|---------------|-------|-------------------------|------------|--------------|-------------|----------|----------|----------------|
| Nematoda                | 1,00     | 0,71        | -0,64       | 0,62    | -0,64     | 0,48          | -0,20 | -0,40                   | -0,45      | 0,87         | -0,17       | -0,41    | -0,25    | -0,77          |
| Profundidad             | 0,71     | 1,00        | -0,98       | 0,86    | -0,98     | 0,17          | -0,80 | 0,40                    | -0,60      | 0,79         | -0,42       | -0,58    | -0,76    | -0,82          |
| Temperatura             | -0,64    | -0,98       | 1,00        | -0,83   | 1,00      | -0,06         | 0,80  | -0,40                   | 0,55       | -0,79        | 0,32        | 0,41     | 0,76     | 0,77           |
| Oxígeno                 | 0,62     | 0,86        | -0,83       | 1,00    | -0,83     | 0,06          | -0,80 | 0,40                    | -0,60      | 0,60         | -0,46       | -0,41    | -0,50    | -0,50          |
| Salinidad               | -0,64    | -0,98       | 1,00        | -0,83   | 1,00      | -0,06         | 0,80  | -0,40                   | 0,55       | -0,79        | 0,32        | 0,41     | 0,76     | 0,77           |
| Fluorescencia           | 0,48     | 0,17        | -0,06       | 0,06    | -0,06     | 1,00          | -0,40 | 0,20                    | 0,05       | 0,32         | -0,52       | -0,33    | 0,06     | -0,43          |
| COT                     | -0,20    | -0,80       | 0,80        | -0,80   | 0,80      | -0,40         | 1,00  | 0,00                    | 0,26       | -0,32        | 0,80        |          |          | 0,77           |
| Ácidos Grasos Saturados | -0,40    | 0,40        | -0,40       | 0,40    | -0,40     | 0,20          | 0,00  | 1,00                    | -0,77      | -0,63        | -0,40       |          |          | 0,26           |
| Arthropoda              | -0,45    | -0,60       | 0,55        | -0,60   | 0,55      | 0,05          | 0,26  | -0,77                   | 1,00       | -0,21        | 0,08        | 0,26     | 0,13     | 0,27           |
| Gastrotricha            | 0,87     | 0,79        | -0,79       | 0,60    | -0,79     | 0,32          | -0,32 | -0,63                   | -0,21      | 1,00         | -0,22       | -0,35    | -0,54    | -0,90          |
| Turbellaria             | -0,17    | -0,42       | 0,32        | -0,46   | 0,32      | -0,52         | 0,80  | -0,40                   | 0,08       | -0,22        | 1,00        | 0,58     | 0,38     | 0,41           |
| Annelida                | -0,41    | -0,58       | 0,41        | -0,41   | 0,41      | -0,33         |       |                         | 0,26       | -0,35        | 0,58        | 1,00     | 0,65     | 0,63           |
| Nemertea                | -0,25    | -0,76       | 0,76        | -0,50   | 0,76      | 0,06          |       |                         | 0,13       | -0,54        | 0,38        | 0,65     | 1,00     | 0,69           |
| Cephalorhyncha          | -0,77    | -0,82       | 0,77        | -0,50   | 0,77      | -0,43         | 0,77  | 0,26                    | 0,27       | -0,90        | 0,41        | 0,63     | 0,69     | 1,00           |

## **7. DISCUSIÓN**

### **7.1. Organización, complejidad y factores ambientales que afectan el funcionamiento de la comunidad meiofaunal**

#### **7.1.1. Respuestas de la diversidad frente a las condiciones ambientales**

Es muy notoria la diversificación de la meiofauna en fondos de la plataforma profunda y el talud continentales. Filos como Turbellaria (morfotipos I y II) y Gastrotricha (*Urodasys* I y II) han estado bien representados en términos de densidad relativa y reflejan el grado de adaptación de estos gusanos de la meiofauna a fondos con deficiencia de oxígeno y brindan además indicios sobre su rango biogeográfico. Por ejemplo, los turbelarios son generalmente diversos y abundantes sobre fondos someros (fango y arena) donde tienen a las diatomeas como su principal alimento (Gradinger *et al.*, 1999) y en varios ambientes pueden llegar a representar la mayor parte de la meiofauna evaluada (Giere, 2009), incluso en áreas con deficiencia permanente de oxígeno (Martens y Schockaert, 1986; Meyer *et al.*, 1987). En Callao (costa central de Perú), algunos reportes han mostrado que estos individuos también son abundantes en sedimentos superficiales con alta carga orgánica e intensa deficiencia de oxígeno ( $< 0,5$  ml/l) y están entre los más importantes filos junto a los nemátodos (Aramayo *et al.*, 2007). Sobre esta misma área, evaluaciones preliminares recientes sobre el margen continental, muestran que tanto Turbellaria como Gastrotricha pueden constituir grupos fuertemente dominantes en estas profundidades, lo cual puede tener importantes repercusiones sobre el impacto de estos grupos en los

procesos del sedimento superficial y en los atributos de la comunidad meiofaunal (e.g. su diversidad funcional) (Aramayo, 2014).

El filo Arthropoda, aunque pobre numéricamente, fue hallado a lo largo del gradiente latitudinal y estuvo presente dentro de un rango batimétrico que llegó hasta alrededor de los 400 m (frente a Pisco). Entre los artrópodos, el suborden Harpacticoida (copépodos) fue el de presencia relativamente más homogénea (según el criterio de presencia / ausencia) en, al menos, la mitad de los sitios de estudio; sin embargo, en ninguno de esos casos los copépodos llegaron a ser realmente importantes en número. Una posible explicación para su presencia en sitios profundos y fuertemente deficientes de oxígeno es la capacidad que tienen algunos copépodos meiofaunales tolerantes para aprovechar los recursos del medio, por ejemplo, ingiriendo bacterias, diatomeas y pequeños protozoarios como parte de su estrategia trófica de sobrevivencia (Bouguenec y Giani, 1989).

Otros grupos como Kinorhyncha (*Echinoderes* I y II), Annelida (Spionidae, fase nectoqueta) y Nemertea, han tenido una muy pobre presencia, por lo cual estos taxones pueden ser considerados como “infrecuentes” para el presente estudio.

Finalmente, los nemátodos fueron los metazoarios más importantes en términos de riqueza taxonómica y aunque no hubo diferencias significativas entre sitios para la riqueza, sí puede ser importante discutir el índice simple de riqueza para nemátodos (una proporción que asocia

%Densidad/Riqueza, revisar Tabla 1), el cual es un indicador sencillo y rápido para observar dos parámetros clave de un filo como aportes para la comunidad, estos son, la densidad (%) y la riqueza de taxones que aportan sus grupos constituyentes. En relación a los ocho frentes estudiados, los menores valores de este índices (9 y 10) fueron encontrados en las estaciones ubicadas en el gradiente batimétrico frente a Pisco, dentro del núcleo de la ZMO e incluso debajo de ésta. Aquí los valores de dominancia fueron igualmente altos (99,3 – 99,8 %). Esto sugiere una ligera tendencia a encontrar un mayor número de taxones dentro del grupo Nematoda en estos sedimentos altamente reducidos, a pesar de estar permanentemente afectados por un severo régimen de deficiencia de oxígeno y episodios de anoxia recurrentes. Adicionalmente, es importante considerar en esta discusión que existe un potencial aporte taxonómico, aún no cuantificado, debido a la fracción de la población de nemátodos que no fue identificada (entre el 5 y 12 %), así que tenemos ahí un posible incremento en la riqueza de este filo, un punto que podría mostrar más claramente la diversificación de estos organismos dentro de la ZMO.

En general, los nemátodos tienden a ser los metazoarios más diversos en varias regiones del océano; por ejemplo, evaluaciones sobre el margen continental y el talud de la región marina de Corsica (Mar Mediterráneo), revelan una riqueza de nemátodos que fluctúa entre 101 y 148 especies, con varias de éstas cogenéricas (Soetaert *et al.*, 1991). Diversos hábitats marinos en el mar chileno alojan también una importante diversidad de

nemátodos asociados a diferentes tipos de sustratos y condiciones oceanográficas (Chen y Vincx, 2000; Valderrama-Aravena *et al.*, 2014); sin embargo, resultados como los mostrados en este trabajo o aquellos publicados recientemente por Neira *et al.*, 2013, frente a Concepción (un entorno oceanográfico similar a la región central de Perú, con una bien desarrollada ZMO), evalúan condiciones extremas de forzantes ambientales conocidos, sus fluctuaciones (e.g. el régimen oxígeno) y el impacto que tienen estos factores sobre la estructura comunitaria meiofaunal, la cual no parece ser afectada en su riqueza por la deficiencia de oxígeno, en cambio, es posible hallar una singular diversificación del grupo Nematoda. Una de las características más relevantes es la notoria especialización trófica (inferida a partir de las piezas bucales y su funcionamiento), observada en varias familias de nemátodos como Chromadoridae, Desmodoridae, Oncholaimidae, Desmoscolecidae, etc., la implicancia directa de esta especialización es la disgregación espacial en el microhábitat del sedimento superficial (ampliando o limitando el uso de recursos disponibles como el alimento), la capacidad de penetración vertical (i.e. una riqueza superficial que puede influenciar positivamente la riqueza en los centímetros más profundos).

Nuestros resultados muestran claramente una importante diversificación de la meiofauna en aquellos sedimentos marinos que exhiben condiciones desfavorables para la vida, como la carencia parcial o total de oxígeno disuelto sobre el fondo. En cambio, el suministro constante de alimento desde los estratos superiores (una señal de alta productividad fue

observada especialmente en frentes como Pisco, Sector Sur) mantiene a esta comunidad, especialmente a los nemátodos de vida libre (> 98 % de la meiofauna), y promueve respuestas positivas en la diversificación dentro de este grupo debido a la especialización trófica, y a su vez, estimula la distribución específica dentro del hábitat, asociada a la diversidad funcional de cada taxón. Por lo tanto, los resultados aquí expuestos permiten rechazar las hipótesis nulas propuestas para la relación Diversidad-Ambiente (acápite 3.1) y aportan evidencias para validar lo postulado en las hipótesis alternativas.

#### **7.1.2. Patrones de densidad y dominancia**

Tanto los valores porcentuales de COT (4-8,5 %) y el nivel de concentración de ácidos grasos saturados (39-885 µg/g COT) dan una idea de las condiciones del hábitat bentónico en estos fondos interceptados por la ZMO, y además brindan pistas sobre el estado biogeoquímico de la materia orgánica disponible para la meiofauna. La disponibilidad de alimento es un factor crucial para el desarrollo de las comunidades bentónicas (Thiel, 1983; Alongi y Pichon, 1988), aunque en algunos casos dicho factor puede no tener efectos tan significativos como lo esperado (Austen y Warwick, 1995). De hecho, interacciones a nivel poblacional como la competencia intraespecífica (e.g. segregación espacial de nemátodos según sus tamaños y formas) o el grado de adaptabilidad hacia el alimento particulado o disuelto pueden generar respuestas no lineales entre alimento y densidad meiofaunal (Austen y



Warwick, 1995; Giere, 2009). Estas consideraciones pueden explicar parcialmente los resultados del análisis de componentes principales, donde la relación entre la disponibilidad referencial del alimento *in situ* (fluorescencia) y los cambios en las densidades meiofaunales fue poco clara. Sin embargo, lo que sí está bien establecido hasta ahora es el rol que juega la calidad del material orgánico que sedimenta al fondo (i.e. estado químico y la composición de elementos básicos como carbohidratos, proteínas, etc.), especialmente en términos energéticos (Danovaro *et al.*, 2000; Grémare *et al.*, 2002) y es un aspecto que tiene importantes repercusiones ecológicas para la diversificación de grupos como Nematoda (debido a la especialización trófica, lo cual conlleva a un aprovechamiento diferenciado del hábitat). Otros aspectos de la ecología trófica de los nemátodos, que tienen directa relación con las abundancias que exhiben, pueden ser inferidos a partir de la riqueza taxonómica reportada en este estudio. Por ejemplo, el grado de selectividad que tienen sobre el alimento (tamaño de la partícula) y su estrategia de captación (inferida a partir de la estructura de sus piezas bucales) son determinantes para el éxito dentro de la comunidad y el uso óptimo de recursos.

Entre los cromadóridos (una familia que ha estado regularmente presente en el presente estudio), se encuentran una amplia gama de especies de nemátodos altamente adaptados para alimentarse en superficie (captando diatomeas, microalgas e incluso aprovechando material detrital), dicha actividad fágica también puede expandirse hacia los centímetros más

profundos de la columna del sedimento, aprovechando oportunistamente materia orgánica particulada/disuelta en distintas fases de degradación química (Giere 1993; 2009). Esta actividad también constituye una importante fuente de transporte de partículas y desechos orgánicos debido al continuo metabolismo de estos individuos en capas más profundas. Esto puede ayudar a entender, parcialmente, el poblamiento nematofaunal representado en familias como Desmodoridae, Oncholaimidae y Oxystominidae (encontradas en todo el gradiente latitudinal), las cuales pueden beneficiarse de la remoción superficial de solutos y partículas generadas por nemátodos relativamente más grandes y mejor adaptados para la penetración vertical. Adicionalmente, la perturbación de nemátodos sobre las capas superficiales (y la fuerte disgregación de sedimento particulado que ejercen) promueve el crecimiento bacteriano y esto repercute positivamente en la disponibilidad de alimento para otras familias y componentes de la meiofauna (Neira y Höpner, 1994; Bonaglia et al., 2014).

Los resultados del análisis discriminante y de similaridad, basados tanto en la composición comunitaria de la meiofauna y sus densidades, muestran que el Sector Sur de la costa peruana (i.e. Pisco, con 4 estaciones y Atico con 1) exhiben la mayor similaridad y dentro de dicha similaridad, las familias de nemátodos halladas explican más del 90 % del total estimado. Por otro lado, los resultados de correlación indican que dichas respuestas son más claras al nivel de ensamble y no individualizando familias. Nemátodos de la familia Desmodoridae

(*Desmodora* principalmente, seguido de *Chromaspirina*), varios morfotipos de la familia Chromadoridae, Oxystominidae (*Halalaimus*), estuvieron entre los principales integrantes del ensamble de nemátodos en todas las estaciones de muestreo (incluso en áreas menos impactadas por la intensidad de la ZMO como Paita, G28) y aunque algunas fluctuaciones en la densidad fueron observadas, en general el patrón de cambio en la comunidad estuvo conducido por estos taxones.

Especies generalistas, como muchas pertenecientes al grupo Nematoda, tienen una considerable ventaja competitiva frente a otras más especializadas en el tipo de alimento y, por lo tanto, limitadas sólo a determinadas áreas dentro del sedimento (Novak, 1989; 1992). El Anexo (acápite II) muestra un ejemplo de alimentación de un nemátodo sobre una microalga (verdiazul), algo que ilustra el amplio rango de fuentes de alimento a la que acceden los nemátodos. Generalmente, este aspecto se refleja en los patrones de dominancia y densidad meiofaunal. En diferentes hábitats marinos, los principales cambios en las abundancias meiofaunales (densidad y biomasa) son mejor explicados a través del análisis de taxones numéricamente dominantes tales como Nematoda y, dentro de este filo, familias como Desmodoridae o Chromadoridae están entre las más cosmopolitas y tolerantes a condiciones severas de hábitats extremos como aquellos de cañones marinos o fondos abisales (Giere, 2009). Nuestro estudio muestra que dichas familias estuvieron bien representadas en términos numéricos, asociadas a la concentración de COT, especialmente dentro del núcleo de la ZMO (Pisco), e incluso con

densidades por encima de lo reportado en áreas similares por sus condiciones oceanográficas del fondo como Concepción-Chile (Neira *et al.*, 2001b; 2013), Mar Mediterráneo (Soetaert *et al.*, 1991) u otras relativamente similares (y más profundas) como el Golfo de California (Rohal *et al.*, 2014).

Desde el punto de vista del espectro trófico, algunos integrantes de la familia Chromadoridae carecen de piezas bucales especializadas, esto los convierte en individuos poco selectivos, algo que les permite abarcar un espectro mayor de ítemes tróficos (favoreciendo su presencia en más de un segmento dentro de la columna del sedimento debido a su oportunismo trófico). Esta omnivoría también tiene implicancias tanto sobre la permanente competencia por el espacio (cuyo éxito se refleja en las altas densidades dentro de la meiofauna a lo largo de la columna del sedimento) como a través de una clara dominancia filética en la estructura comunitaria meiofaunal (Platt y Warwick, 1988), derivada de este tipo de funcionamiento asociado al óptimo consumo del material orgánico disponible.

Entre los nemátodos, varios casos reportados (e.g. múltiples integrantes de la familia Desmodoridae) muestran no sólo formas de adaptación para asimilar la amplia gama de alimento (tipo y calidad) disponible sobre el fondo (e.g. agregados orgánicos de diferente origen, material floculento y lábil, particulado, disuelto y en suspensión, etc.), sino también, asociaciones biológicas que favorecen esta función. Este aspecto es

clave por las implicancias ecológicas y evolutivas que conlleva, diversas relaciones simbióticas pueden favorecer el establecimiento, éxito y dominancia numérica de nemátodos de vida libre. Este tipo de simbiosis representa para el filo Nematoda un gran avance, porque gracias a esto, muchas especies pueden expandir su rango biogeográfico y explotar exitosamente nuevos hábitats, tales como las ventanas hidrotermales (Flint *et al.*, 2006) o los ‘cold seeps’ (Buck y Barry, 1988). Muchos de estos entornos son exigentes en términos de adaptabilidad ya que requieren adaptarse a vías químicas alternas para aprovechar elementos disponibles (e.g. sulfuro, metano), las asociaciones microbianas (e.g. con bacterias oxidantes del sulfuro que pueden cubrir completamente el cuerpo del individuo) representan una solución biológica a este problema. Familias como Desmodoridae y Siphonolaimidae son reconocidas por vivir en asociación directa con grupos bacterianos exosimbióticos (*Parabostrichus*) y endosimbióticos (*Astomonema*), y las consecuencias son favorables tanto para el poblamiento de sus hábitats como para la riqueza taxonómica local en dichos ambientes (Ott *et al.*, 1991; 2004; Tchesunov *et al.*, 2012).

Todo esto otorga facilidades para la sobrevivencia y constituye una ventaja considerable frente a otros grupos ecológicos como la macrofauna (depredadores y competidores por el espacio) en el uso del hábitat y sus recursos, y convierte a este componente de la meiofauna metazoaria en el más adaptativo, más abundante, mejor distribuido y con mayor

relevancia ecológica en los procesos bentónicos (Lamshead, 1993; Lorenzen, 1994; Ott *et al.*, 2004).

Es claro que, a nivel comunitario, la respuesta meiofaunal más importante ha sido la abundancia cuantificada, tanto en el gradiente latitudinal como en el batimétrico, la cual incluso no parece haber sido afectada por la profundidad o por la extrema deficiencia de oxígeno. Esto es evidencia suficiente para rechazar las hipótesis nulas planteadas sobre parámetros poblacionales como la densidad y la dominancia, por lo tanto, demuestran la validez de las hipótesis alternativas planteadas.

## **7.2. Consideraciones ecológicas finales**

Cuando se ha explorado (aunque de forma indirecta) la influencia del alimento sobre la estructura comunitaria meiofaunal, comparando respuestas a nivel espacial (latitudinal y batimétrico), no se ha observado ninguna respuesta asociada clara (i.e. cambios en la disponibilidad del alimento no generaron cambios significativos en las abundancias meiofaunales). En cambio, sólo se ha corroborado la fuerte dominancia de los nemátodos en esta comunidad. Por otro lado, tanto las condiciones oceanográficas exigentes del medio (e.g. la permanente presión de una intensa ZMO) como las sedimentarias (e.g. % COT) han sido muy similares en la estratificación batimétrica evaluada y no han mostrado cambios drásticos asociados con la profundidad. Junto a esto, la completa ausencia de macrofauna directamente asociada en las muestras (i.e.

retenida en los tamices de 500  $\mu\text{m}$ ), sugiere que el hábitat fue disponible prácticamente sólo para la meiofauna (entre los metazoarios), desde el borde superior de la ZMO, el núcleo mismo de ésta, hasta el borde inferior, con muy pocos cambios substanciales en términos de estructura comunitaria (riqueza, abundancias), lo cual ha sido comprobado por medio de los análisis discriminantes y de similaridad anteriormente expuestos. En cambio, en estas condiciones extremas la meiofauna ha exhibido una relativamente importante diversificación en el grupo Nematoda (aun considerando que la identificación taxonómica sobre este grupo ha tenido limitaciones).

Es importante resaltar el hallazgo de *Desmotersia levinae*, nemátodo que tiene una afinidad ecológica con bajas concentraciones de oxígeno, es decir, este género parece haberse desarrollado específicamente bajo condiciones deficientes de oxígeno y ser bastante tolerante a este tipo de ambiente. Neira y Decraemer (2009), indican que este nemátodo es resistente a las condiciones reinantes de la ZMO (fue hallado originalmente a 0,013 ml/l de concentración de  $\text{O}_2$ ) y los autores consideran que es un típico integrante de la meiofauna en el hábitat bentónico profundo interceptado por la ZMO (305 m) frente a Callao, lugar donde fue encontrado por primera vez, al igual que el epsilonemátodo identificado años antes en el mismo punto como *Glochinema bathyperuvensis* (Neira *et al.*, 2001c). Sin embargo, en nuestro caso, *D. levinae* no fue encontrado en la estación de Callao (138 m), sino en el gradiente batimétrico frente a Pisco (lo cual significa una ampliación en la

distribución latitudinal originalmente descrita para la especie). Además, no sólo ha mostrado un mayor rango batimétrico de distribución (300-1000 m) que el originalmente reportado (Neira y Decraemer, 2009), sino también, las concentraciones de O<sub>2</sub> en estos hábitats han sido comparativamente más altas (0,06-0,66 ml/l) que aquellas reportadas inicialmente frente a Callao. Una posible explicación sobre la ausencia de esta especie en Callao puede encontrarse si tomamos en cuenta que Neira y Decraemer consideran que este nemátodo puebla preferentemente la subsuperficie (1-3 cm), el presente análisis corresponde sólo al primer centímetro (0-1 cm). Recientes evaluaciones (Aramayo, en prep.), considerando un nivel más fino de análisis en la primera capa del sedimento (0-0,5 y 0,5-1 cm), corroboran la presencia de *D. levinae* en Callao (120-180 m), aunque habitando principalmente la fracción más superficial (0-0,5 cm) y con densidades relativas menores que el 5%.

En este trabajo al menos entre el 5 y el 12 % de la nematofauna no ha sido identificada al menor nivel taxonómico posible (i.e. Familia, Género o Especie), estos porcentajes representan un importante potencial de riqueza dentro de este grupo y hasta cierto punto apoyan aún más la idea planteada aquí, acerca de la diversificación y adaptación de los nemátodos meiofaunales a este tipo de hábitats. Estos hallazgos también plantean interrogantes adicionales acerca de los mecanismos de especiación que se producen en estos hábitats y cómo algunos procesos ecológicos claves a nivel poblacional (e.g. flujo de genes a través de la



conectividad entre poblaciones, estrategias tróficas, dinámica del reclutamiento), de asociación (e.g. simbiosis con grupos bacterianos), de respuesta fenotípica frente al entorno (e.g. la presencia de ciliación e incremento de la superficie corporal para optimizar el intercambio gaseoso), pueden estar influenciando la capacidad de adaptación y el éxito en la colonización que realiza la meiofauna (especialmente los nemátodos) sobre otros componentes bentónicos.

Un gran número de familias de nemátodos tienen un amplio rango de distribución batimétrica en diferentes áreas del océano (Pfannkuche, 1985; Schewe y Soltwedel, 1999; Netto *et al.*, 2005; Rohal *et al.*, 2014) y su distribución espacial realmente no parece estar afectada por la profundidad como un forzante ambiental limitante; en cambio, la covarianza de este parámetro junto a otros más específicos, como el estado químico de la materia orgánica que sedimenta al fondo (y su disponibilidad biológica), su estado de conservación, sí pueden ser suficientemente explicativos para entender las respuestas a nivel de ensamble en los nemátodos (Sommer y Pfannkuche, 2000; Danovaro *et al.*, 2000; Grémare *et al.*, 2002). Este patrón de respuesta a nivel de ensamble, y no a nivel específico, sugiere algún tipo de relación funcional que estructura a este grupo, por ejemplo, la especialización trófica. De acuerdo con su morfología bucal (Wieser, 1953), varios géneros de cromadóridos pueden depredar sobre microfitobentos (Moens y Vincxs, 1997; Moens *et al.*, 2005), tienen tendencia a estar fuertemente concentrados en la superficie de la columna del sedimento (aunque no

restrictivamente) y pueden también tener a varios grupos bacterianos como parte de su espectro trófico (Platt y Warwick, 1988; Vafeiadou *et al.*, 2014), junto a otros componentes como diatomeas e incluso detrito (Platt y Warwick, 1988). Asimismo, esta importante familia de nemátodos de vida libre están espacialmente bien distribuidos desde fondos someros (Sandulli *et al.*, 2010) hasta fondos profundos (Vanreusel *et al.*, 1995) y abisales (Vanhove *et al.*, 2004). Constituyen una de las más representativas familias de nemátodos dentro de la meiofauna metazoaria; aunque, debido al amplio espectro de tamaño de estos organismos, también pueden ser hallados dentro de la macrofauna (Giere, 1993; 2009).

Finalmente, desde el punto de vista de las interacciones, la competencia interespecífica también debe ser tomada en cuenta para entender la distribución, concentración y segregación espacial dentro de la meiofauna. Por ejemplo, en las muestras del sector centro y sur se encontró una importante presencia de foraminíferos (con un amplio rango de tamaños que puede ser observado en el Anexo –acápite III), con densidades relativamente importantes (no mostradas). Diferentes observaciones sobre las interacciones entre el componente protozario de la meiofauna (foraminíferos) y el metazoario más importante (nemátodos de vida libre), sugieren que ambas comunidades pueden ser fácilmente comparables en términos de riqueza y densidad (Gooday, 1999) y además una potencialmente muy intensa competencia por alimento (Gooday, 1999; Giere, 2009). De hecho, los foraminíferos pueden

alcanzar a consumir hasta un 50 % del fitodetrito que es sedimentado al fondo (Giere, 2009).

## **8. CONCLUSIONES**

Se identificaron siete filos meiofaunales: Nematoda (siete familias, cinco géneros, una especie y tres morfotipos), Arthropoda (copépodos, ostrácodos, anfípodos y halacáridos), Gastrotricha (*Urodasys*, dos morfotipos), Cephaloryncha (*Echinoderes*, dos morfotipos), Turbellaria (dos morfotipos), Annelida (espiónidos en fase nectoqueta) y Nemertea.

La diversificación meiofaunal, estimada tanto en términos de índices de diversidad como en riqueza taxonómica, fue ligeramente mayor en las estaciones ubicadas en el núcleo de la Zona de Mínimo Oxígeno (i.e. frente a Pisco).

La dominancia de nemátodos estuvo entre 98,1 % (G23, Callao) y 99,8 % (G11, Pisco). Las familias Chromadoridae, Oncholaimidae, Desmodoridae fueron las más importantes en términos de densidad (Ind/10cm<sup>2</sup>) tanto a nivel latitudinal como batimétrico

En relación a la similaridad comunitaria, las estaciones de los sectores Centro y Sur mostraron los mayores índices de similaridad, especialmente aquellas ubicadas a lo largo del gradiente batimétrico frente a Pisco.

Los cambios en la densidad meiofaunal fueron significativamente diferentes a nivel latitudinal, pero no a nivel batimétrico.

Las respuestas meiofaunales frente al alimento y el oxígeno no fueron significativas

En relación al nemátodo *Desmotersia levinae*, aquí se muestra una ampliación tanto en el rango de distribución latitudinal como batimétrico originalmente reportados para esta especie.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alongi, D.M; M., Pichon. 1988. Bathyal meiobenthos of the western Coral Sea: distribution and abundance in relation to microbial standing stocks and environmental factors. *Deep-Sea Res.*, 35, 491–503

Aramayo, V. 2014. Resultados del Proyecto Estudio Integrado del Afloramiento Costero. Componente Bentónica-Meiofauna. Informe Interno, Instituto del Mar del Perú 8 pp.

Aramayo, V.; E., Enríquez; D., Gutiérrez; L., Quipúzcoa; R. Marquina. 2007. Meiofaunal communities off the central Peruvian coast under weak 2002/03 El Niño period. En: Santos PJP dos (Ed) 13th International Meiofauna Conference. The Organizing Comité, Recife, Brasil, P23.

Aller, R.C.; J.Y., Aller. 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnol. Oceanogr.* 37(5): 1018-1033.

Arntz, W.E.; J. Tarazona; V. Gallardo; L. Flores; H. Salzwedel. 1991. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. En: Modern and ancient continental shelf anoxia, R.V. Tyson; T.H. Pearson (eds). London: Geological Society Special Publications No. 58, 131–154.

Austen, M.C., R.M., Warwick. 1995. Effects of manipulation of food supply on estuarine meiobenthos. *Hydrobiologia* 311, 175-184.

Berger, W.H.; F.L. Parker. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in Deep-sea sediments. *Science* 168, 1345–1347.

Bonaglia, S.; F.J.A Nascimento; M. Bartoli; I. Klawonn; V. Brüchert. 2014. Meiofauna increases bacterial denitrification in marine sediments. *Nature Communications* 5:5133 doi: 10.1038/ncomms6133

Bouguenec, V.; Giani N. 1989. Biological studies upon *Enchytraeus variatus* Bouguenec & Giani 1987 in breeding cultures. En: Kaster, J.L. (ed) *Aquatic oligochaete biology*. *Hydrobiologia* 180: 151-165

Buck, K.R.; J.P. Barry. 1998. Monterey Bay cold seep infauna: quantitative comparison of bacterial mat meiofauna with nonseep control sites. *Cahiers de Biologie Marine*, 39, 333–335.

Chen, G.; M Vincx. 2000. Nematodes from the Strait of Magellan and the Beagle Channel (Chile): the genera *Cervonema* and *Laimella* (Comesomatidae: Nematoda), *Hydrobiologia* 427(1), 27-49.

Clarke, K.R. 1988. Detecting change in benthic community structure. 131-142 En: R. Oger (ed.) Proceedings of invited papers, fourteenth international biometric conference, Namur, Belgium. Société Adolphe Quételet, Gembloux, Belgium.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143.

Clarke, K.; R. Warwick. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, second edn. PRIMER-E, Plymouth, UK.

Clifford, H.T.; W. Stephenson. 1975. An introduction to numerical classification. London: Academic Express, 229 pp.

Cook, A.A; P.J. Lamshead; L.E. Hawkins; N. Mitchell; L.A. Levin. 2000. Nematode abundance at the Oxygen Minimum Zone in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II* 47, 75–85.

Coull, B.C.; G.T. Chandler. 1992. Pollution and meiofauna: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanography and Marine Biology Annual Review.* 30: 191-271

Daniel, W.W. 1978. Applied Nonparametric Statistics. Houghton Mifflin Company, Boston, MA, c. 1978.

Danovaro, R.; A Tselepidis; A Otegui; N. Della Croce. 2000. Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Prog. Oceanogr.* 46, 367 – 400.

Danovaro R.; S Fraschetti. 2002. Meiofaunal vertical zonation on hard bottoms: comparison with soft-bottom meiofauna. *Marine Ecology Progress Series*, 230: 159-169.

Farías, L.; M. Castro-González; M. Cornejo; J. Charpentier; J. Faúndez. 2009. Denitrification and nitrous oxide cycling within the upper oxycline of the eastern tropical South Pacific oxygen minimum zone. *Limnol. Oceanogr.*, 54(1), 132–144.

Fernández, C.; L. Farías; M.E. Alcaman. 2009. Primary production and nitrogen regeneration processes in surface waters of the Peruvian upwelling system. *Progress in Oceanography* 83: 159–168.

Frankenberg, D.; R.J. Menzies. 1968. Some quantitative analysis of deep-sea benthos off Peru. *Deep-Sea Research* 15, 623–626.

Fenchel, T. 1978. The ecology of micro- and meiobenthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 99-121.



Flint, H.C; JTP Copley; TJ Ferrero; CL Van Dover. 2006. Patterns of nematode diversity at hydrothermal vents on the East Pacific Rise. *Cahiers de Biologie Marine*, 47, 365–370.

Fisher, R.A.; A.S. Corbet; C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42-58.

Gage, J.D.; P.A. Tyler. 1992. *Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor.* Cambridge University Press. Cambridge. 504 Pp.

Gerlach, S.A.; F. Riemann. 1973. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes, Vol. 1. *Veröffentlichungen Institus für Meeresforschung Bremerhaven*, Supplement 4, 1-734.

Giere, O. 1975. Population structure, food relations and ecological role of marine oligochaetes. With special reference to meiobenthic species. *Mar Biol* 31: 13 9-15 6

Giere, O. 1993. *Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments.* Springer-Verlag, Berlin. Pp: 328.

Giere, O. 2009. *Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments.* Springer-Verlag, Berlin. Pp: 527.

González, R.; Quiñones, R.A. 2000. Pyruvate Oxidoreductases Involved in Glycolytic Anaerobic Metabolism of Polychaetes from the Continental Shelf off Central-South Chile. *Estuarine. Coastal and Shelf Science* 51(4), 507-519.

Gooday, A.J. 1999. Biodiversity of Foraminifera and other protists in the deep sea: scales and patterns. *Belg. J. Zool.* 129(1): 61-80

Gradinger, R.; C Friedrich; M Spindler. 1999. Abundance, biomass and composition of the sea ice biota of the Greenland Sea pack ice. *Deep-Sea Res II* 46: 1457–1472

Grémare A.; L Medernach; F DeBovee; J.M. Amouroux; G Vétion; P Albert. 2002. Relationships between sedimentary organics and benthic meiofauna on the continental shelf and the upper slope of the Gulf of Lions (NW Mediterranean), *Marine Ecology Progress Series*, 234, 85-94.

Hayet, L.C.; M.A. Buzas. 1997. *Surveying natural populations* – 563 pp, Columbia University Press, New York.

Heip, C.; M. Vincx; N. Smol; G. Vranken. 1982. The Systematics and Ecology of free-living marine nematodes. *Helminthological Abstracts, Serie B, Plant Nematology* 51 (1): 1-28.

Heip, C; R.M. Warwick; M.R. Carr. 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Frierfjord/Langesundfjord. Marine Ecology Progress Series 15: 1-11.

Heip, C.; P.M. Herman. 1985. The stability of a benthic copepod community. En: Proceedings of the 19<sup>th</sup> European marine biology symposium, 255-263. Gibbs, PE (Ed.). Cambridge University Press, Columbia.

Hesemann, M. 2015. Foraminifera.eu Project Database. Sitio web: [www.foraminifera.eu](http://www.foraminifera.eu)

Herman, P.M.; C. Heip. 1988. On the use of meiofauna in ecological monitoring: who needs taxonomy? Marine Pollution Bulletin 19: 665-668

Herman, P.M.; C. Heip. 1986. The predictability of biological population and communities: An example from the meiobenthos. Hydrobiology, 142: 281-290.

Higgins R.P.; H. Thiel. 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC. Pp: 273-282.

Hope, W.D.; D.G. Murphy. 1972. A Taxonomic Hierarchy and Checklist of the Genera and Higher Taxa of Marine Nematodes. Smithsonian Contributions to Zoology Number 137. Smithsonian Institution Press, 112 pp.

Hubbell, S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Hulings, N.C.; J.S. Gray. 1971. A manual for the study of the meiofauna. Smiths. contr. 78: 1-83

Ittekkot, V. y Haake B. The terrestrial link in the removal of organic carbon in the sea. En: Facets of Modern Biochemistry. V. Ittekkot, S. Kempe, W. Michaelis y A. Spitzzy (Eds.), Springer–Verlag, Heidelberg. 1990, p. 318 – 325.

Kamykowski, D., Zentara, S.J. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. Deep-Sea Research. 1990, nº 37, p. 1861–1874.

Lamshead, PJD. 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research. Océanis 19 (6):5-24.

Legendre, P.; L.F. Legendre. 2012. Numerical Ecology. Elsevier, 850 pp.

Levin, L. 2003. Oxygen Minimum Zone Benthos : Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology. Annual Rev.* 41, 1-45

Levin, L.A.; D. Gutiérrez; A.E. Rathburn; C. Neira; J.R. Sellanes, P. Muños; V. Gallardo; M. Salamanca. 2002. Benthic processes on the Peru margin: A transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography* 53: 1-27

Levin, L.A.; C.L. Huggett; K.F. Wishner. 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic matter gradients in the Eastern Pacific Ocean *J. Mar. Res* 49: 763-800

Lorenzen, S. 1994. The Phylogenetic Systematics of Free-living Nematodes. 383 pp. London: The Ray Society.

Mare, M.F. 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J Mar Biol Ass UK* 25: 517–554

McArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 43,293-295.

McArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row

Mare, M.F. 1942. A study of a marine benthic community with special referent to the microorganism. *J. Mar. Biol. Ass. U K* 25 517-554

Martens, P.M.; E.R. Schockaert. 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos: a review. *Hydrobiologia* 132: 295–303.

Meyer, J.L.; R.T. Edwards; R. Risley. 1987. Bacterial growth on dissolved organic carbon from a blackwater river. *Microb. Ecol.* 13: 13-29.

Moens T; M Vincx. 1997. Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *J Mar Biol Ass UK* 77: 211–227.

Moens T; GAP Dos Santos; F Thompson; J Swings; V Fonseca-Genevois; M Vincx; I De Mesel. 2005. Do nematode mucus secretions affect bacterial growth? *Aquat Microb Ecol* 40: 77–83

Motomura, I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zoo. Mag. Tokyo.* 44, 379-383.

Neira, C.; T Höpner. 1994. The role of *Heteromastus filiformis* (Capitellidae, Polychaeta) in organic carbon cycling. *Ophelia* 39: 55-73.

Neira, C.; J. Sellanes; L. Levin; W. Arntz. 2001a. Meiofaunal distributions on the Peru margin: relationship to oxygen and organic matter availability. *Deep-Sea Research.* 48: 2453-2472.

Neira, C.; J.R. Sellanes; A. Soto; D. Gutiérrez; V. Gallardo. 2001b. Meiofauna and sedimentary organic matter off central Chile: response to changes caused by the 1997-98 El Niño. *Oceanologica Acta.* 24: 313-328.

Neira, C., G. Gad, N. L. Arroyo, W. Decraemer. 2001c. *Glochinema bathyperuvensis* sp. n. (Nematoda, Epsilonematidae): a new species from Peruvian bathyal sediments, SE Pacific Ocean. Contributions to Zoology, 70, 147–159.

Neira, C; W Decraemer. 2009. *Desmotersia levinae*, a new genus and new species of free-living nematode from bathyal oxygen minimum zone sediments off Callao, Peru, with discussion on the classification of the genus *Richtersia* (Chromadorida: Selachinematida). Organisms, Diversity & Evolution 9: 1-15.

Neira, C.; I. King; G. Mendoza; J. Sellanes; P. De Ley; L.A. Levin. 2013. Nematode community structure along a central Chile margin transect influenced by the oxygen minimum zone. Deep-Sea Research I 78: 1-15.

Netto, S.; F Gallucci; FC Fonseca. 2005. Meiofauna communities of continental slope and deep-sea sites off SE Brazil. Deep Sea Research. 52 (5): 845 - 859

Novak, R. 1989. Ecology of nematodes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. 1. General part and faunistics of the nematode community. Mar Ecol PSZN 10: 335–363

Novak, R. 1992. Dynamic aspects of seagrass-nematode community structure. En: Colombo G, Ferrari I, Ceccherelli VU, Rossi R (eds) Marine

eutrophication and population dynamics, with a special section on the Adriatic Sea. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 277–284

Ott J; R Novak; F Schiemer; U Hentschel; M Nebelsick; M Polz. 1991. Tackling the sulfide gradient: a novel strategy involving marine nematodes and chemoautotrophic ectosymbionts. *Mar Ecol PSZN* 12: 261–279.

Ott, J.; Bright, M.; Bulgheresi, S. 2004. Symbioses between marine nematodes and sulfur-oxidizing chemoautotrophic bacteria. *Symbiosis* 36: 103-126.

Pfannkuche, O. 1985. The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabight and abyssal plain (NE Atlantic): population structure, distribution, standing stocks. *Oceanologica Acta* 8:343-353.

Pielou, EC. 1975. *Ecological Diversity*, Wiley. New York.

Platt, H.M.; Warwick, R.M. 1983. *Free-living Marine Nematodes. Part I British Enoplids*, Cambridge University Press, Cambridge, 307 pp.

Platt, H.M.; K.M. Shaw; P.J.D. Lamshead. 1984. Nematode-species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations, *in*: Heip, C.H.R. (Ed.) (1984). *Biology of Meiofauna. Proceedings of the Fifth International Meiofauna Conference, held in Ghent, Belgium 16-20 August 1983. Developments in Hydrobiology*, 26: pp. 59-66.



Platt, H.M.; R.M. Warwick. 1988. Free-living Marine Nematodes (Part II British Chromadorids) Synopses of the British Fauna (New series) No 38, Cambridge University Press, Cambridge, 510 pp.

Poole, R.W. 1974. An introduction to quantitative ecology. Tokyo: McGraw Hill, Kogakusha.

Powell, E.N.; M.A. Crenshaw; R.M. Rieger. 1980. Adaptations to Sulfide in Sulfide-System Meiofauna. Endproducts of Sulfide Detoxification in three turbellarians and a Gastrotrich. Marine Ecology Progress Series. Vol. 2: 169-177.

Preston, F.W. 1948. The Commonness and Rarity of Species. Ecology 29 (3): 254–283

Rohal M; D Thistle; E Easton. 2014. Meiofaunal abundances and faunal similarity on the continental rise off the coast of California. Deep Sea Research I, 93: 131-144.

Romanova, N. 1972. Investigaciones científico-pesqueras en las aguas del Océano Pacífico adyacentes a la costa de Perú durante el invierno de 1972: Distribución del bentos en la plataforma y el talud continental de la costa peruana. Ser. Inf. Esp. IMARPE. 128: 127-132.

Rosenberg, R.; W. Arntz; E. Chuman de Flores; L.A. Flores; G. Carbajal; G. Finger; J. Tarazona. 1983. Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *Journal of Marine Research* 41, 263–279.

Rowe, G.T. 1971. Benthic biomass in the Pisco, Peru upwelling. *Investigación Pesquera*. 35: 127-135.

Rowe, G.T. 1972. Benthic biomass and surface productivity. En: *Fertility of the Sea*. Costlow, J. (Ed.). Gordon and Breach, New York. 2: 441-454.

Rowe, G.T. 1985. Benthic production and process off Baja California, Northwest Africa and Peru: A classification of benthic subsystems in upwelling ecosystems. *Simposio Internacional sobre las áreas de afloramientos más importantes del oeste africano (Cabo Blanco y Benguela)*. Instituto de Investigaciones Pesqueras. Pp.: 589-611.

Rowe, G T y A P McNichol. Carbon cycling in coastal sediments: estimating remineralization in Buzzards Bay, Massachusetts. *Scientific Comment, Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1991, nº 55, p. 2989-2991.

Sandulli, R; C De Leonardis; J. Vanaverbeke. 2010. Meiobenthic communities in the shallow subtidal of three Italian Marine Protected Areas. *Italian Journal of Zoology*, 1-11.

Schewe I.; Soltwedel T. 1999. Deep-sea meiobenthos of the central arctic ocean: distributions patterns and size structure under extreme oligotrophic conditions. *Vie et Milieu*. 1999, 49 (2/3): 79-92

Shannon, C.E.; Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana, Illinois: University of Illinois Press

Soltwedel, T. 2000. Metazoan meiobenthos along continental margins: a review. *Progress in Oceanography* 46: 59-84.

Soetaert, K.; C. Heip; M. Vincx, 1991. Diversity of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 275-282.

Sommer S.; O. Pfannkuche. 2000. Metazoan meiofauna of the deep Arabian Sea: standing, size spectra and regional variability in relation to monsoon induced enhanced sedimentation regimes of particulate organic matter. *Deep-Sea Research* 11, 47: 2957-2977

Somerfield, P.J.; K.R. Clarke. 1995. Taxonomic levels in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series*. 127: 113-119

Snedecor, G.; G. Cochran. 1989. *Statistical Methods*, Eighth Edition, Iowa State University Press.

Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. - Am. Nat. 116: 779-787.

Soltwedel, T. 1997. Meiobenthos distribution patterns in the tropical East Atlantic: indication for fractionated sedimentation of organic matter to the sea floor. Marine Biology. 129: 747-756.

Tchesunov, AV; J Ingels; E Popova. 2012. Marine free-living nematodes associated with symbiotic bacteria in deep-sea canyons of northeast Atlantic Ocean. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1-15.

Thamdrup, B.; T. Dalsgaard; N.P. Revsbech. 2012. Widespread functional anoxia in the oxygen minimum zone of the Eastern South Pacific. Deep-Sea Research I, 65: 36–45.

Thiel, H. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep-sea, En: The Sea, Vol. 8, edited by G.T. Rowe; J. Wiley; J Sons. New York, 167-230.

Thistle, D. 2003. On the utility of metazoan meiofauna in the studying of soft-bottom deep sea. *Viet et milieu*, 53 (2-3): 97-101.

Todaro, M.A.; M. Balsamo; P. Tongiorgi. 1992. Marine gastrotrichs from the Tuscan Archipelago (Tyrrhenian Sea): I. Macrotrichida, with description of three new species. Boll.Zool. 59, 471-485

Todaro, M.A. 1992. Contribution to the study of the Mediterranean meiofauna: Gastrotricha from the Island of Ponza, Italy. *Boll.Zool.* 59, 321-333

Todaro, M.A.; M. Balsamo. 1995. Marine gastrotrichs from Sicily (Italy). *Biol. Gallo-Hellenica* 22, 291-292.

Vafeiadou, A., P. Materatski; H. Adão; M. De Troch; T. Moens. 2014. Resource utilization and trophic position of nematodes and harpacticoid copepods in and adjacent to *Zostera noltii* beds. *Biogeosciences Discussions*, 11, 1277-308.

Valderrama-Aravena, N.; K Pérez-Araneda; J Avaria-Llautureo; E Hernández-Cristián; L. Matthew, A Brante. 2014. Diversidad de nematodos marinos de Chile continental y antártico: una evaluación morfológica y molecular. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* , 49(1): 147-155.

Vanhove S; H Vermeeren; A Vanreusel. 2004. Meiofauna towards the South Sandwich Trench (750–6300 m), focus on nematodes. *Deep-Sea Research II*, 51: 1665–1687.

Warwick, R.M. 1980. Population dynamics and secondary production of benthos. En: *Marine benthic dynamics*. Tenore, K.R.; Coull, B.C. (Eds.). University of South Carolina Press. Pp: 1-24.

Warwick, R.M. 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia* (Berlin). 61: 32–41.

Warwick, R.M. 1988. Effects on community structure of a pollution gradient-summary. *Marine Ecology Progress Series*, 46: 207-211.

Wetzel M.A.; J.W. Fleeger; S.P. Powers. 2001. Effects of hypoxia and anoxia on meiofauna: A review with new data from the Gulf of Mexico. *Coastal and Estuarine Studies*. 58: 165-184

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. Oregon and California *Ecological Monographs* 30:279-338.

Whittaker, R.H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147 (3655): 250–260.

Wieser, W. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. *Limnology and Oceanography* 5: 121-137.

Wooster, W.S.; M. Gilmartin. 1961. The Perú-Chile undercurrent. *J. Mar Res.* 19, 3:97-122.

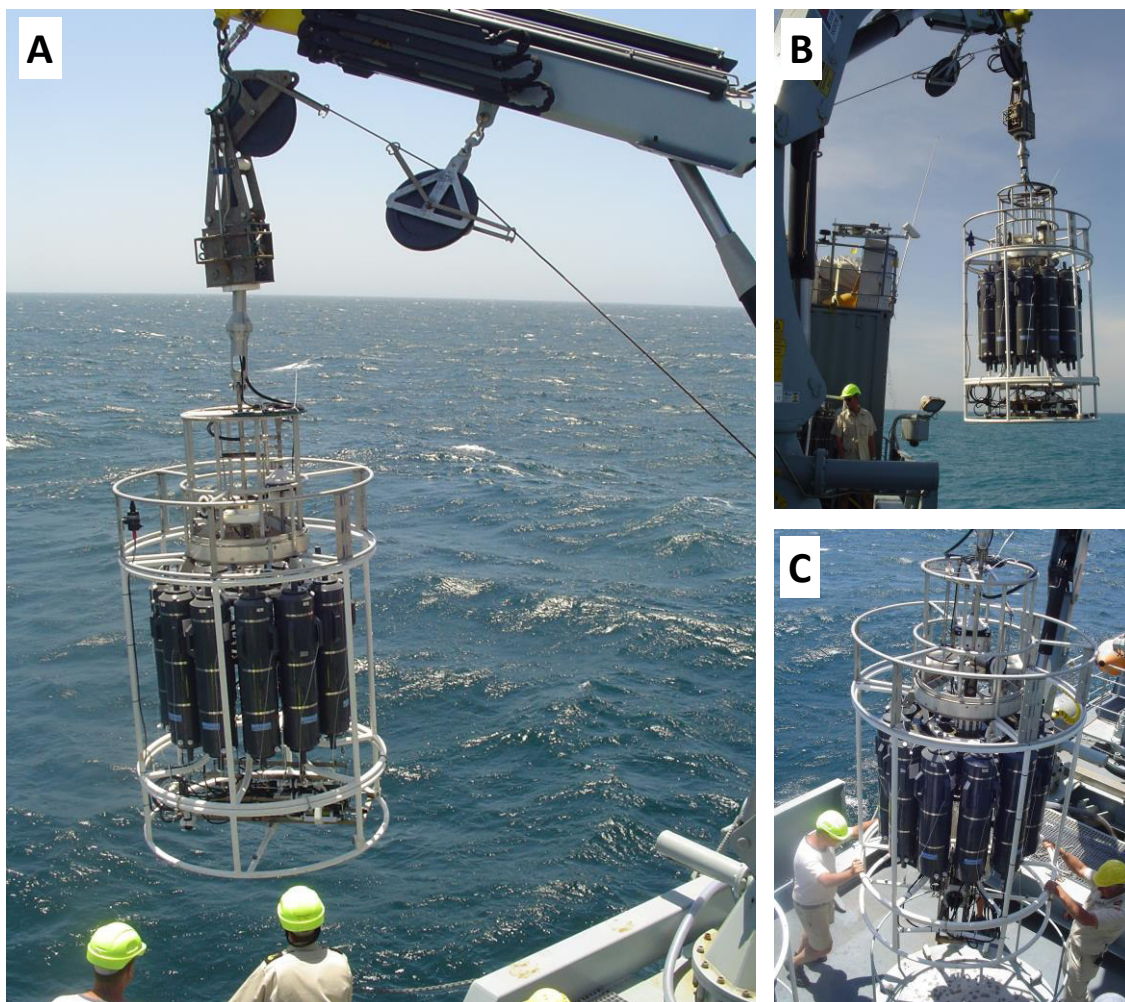
Worsaae, K. 2005. Systematics of Nerillidae (Polychaeta, Annelida). *Meiofauna Marina* 14: 49-74.

Wyrski, K. Oceanography of the eastern Pacific Ocean. Oceanography and Marine Biology Annual Review. 1966, nº 4, p. 33–68.

Zuta, S; O. Guillen. 1970. Oceanografía de las Aguas Costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú- Callao, 2 (5): 161-223.

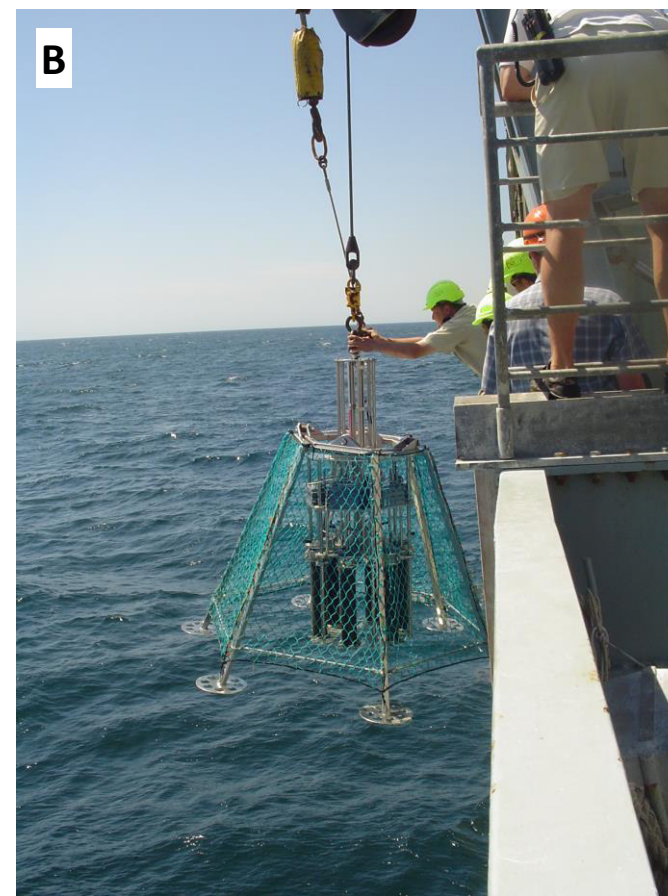
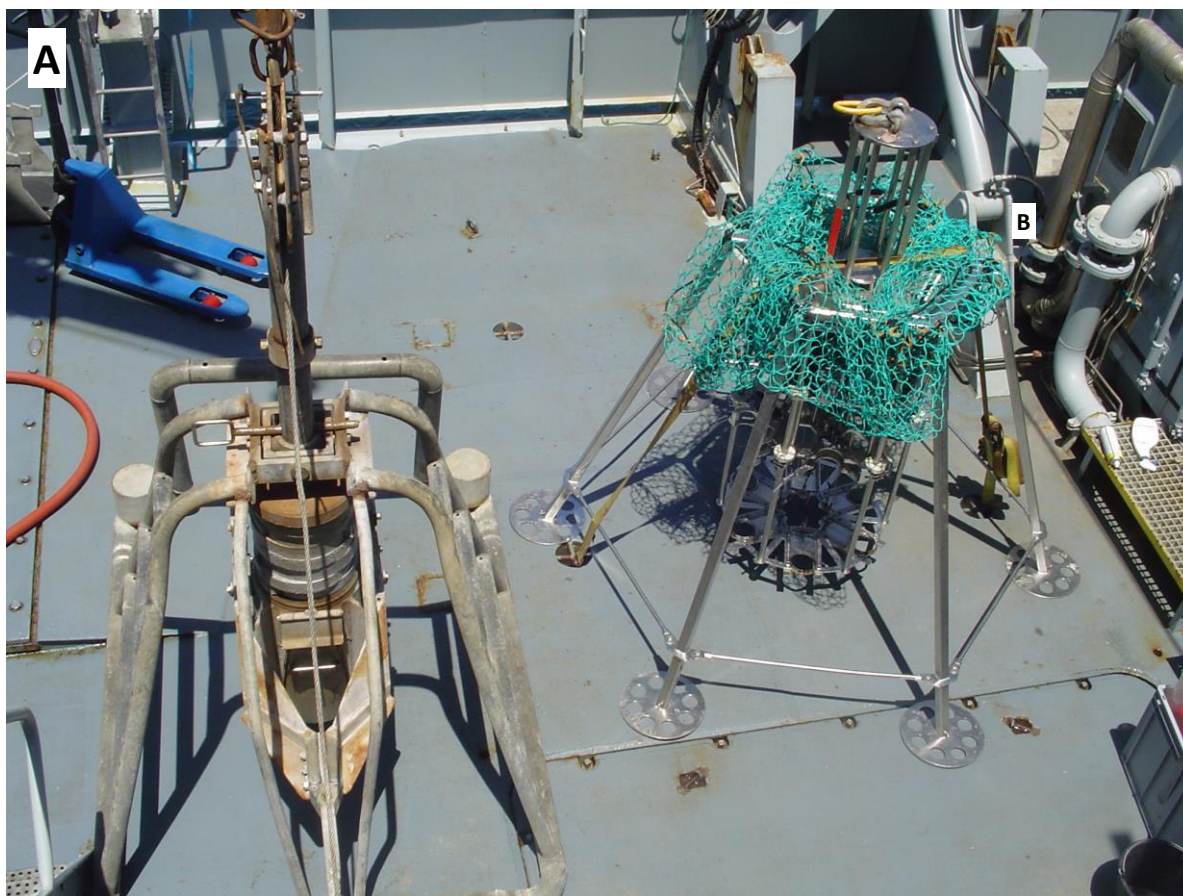
## Anexos

### I. Muestreo oceanográfico. Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.



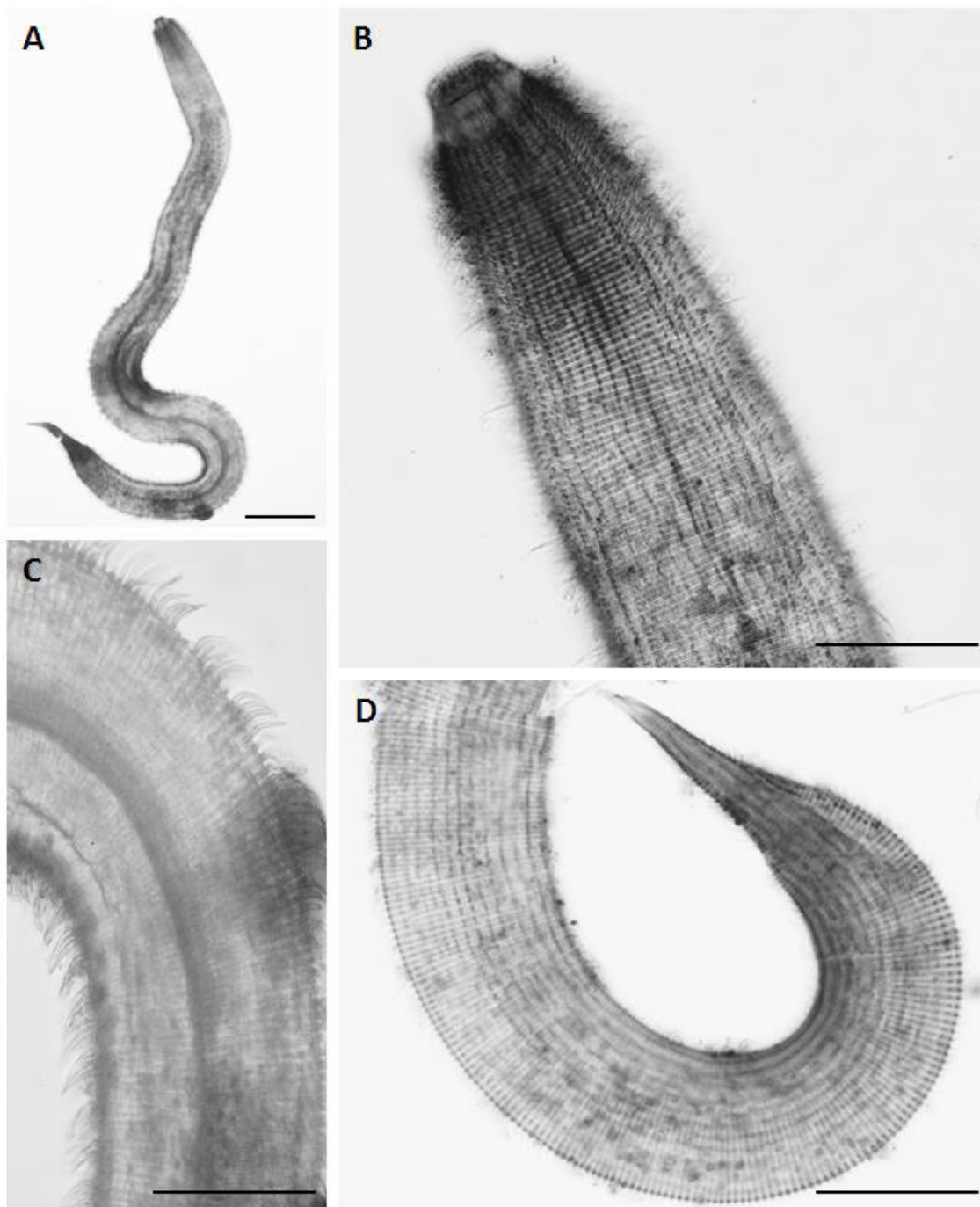
Fotografía 1. Secuencia del lanzamiento de roseta (colecta de agua). A: lanzamiento, B: recojo, C: puesta del equipo a bordo.



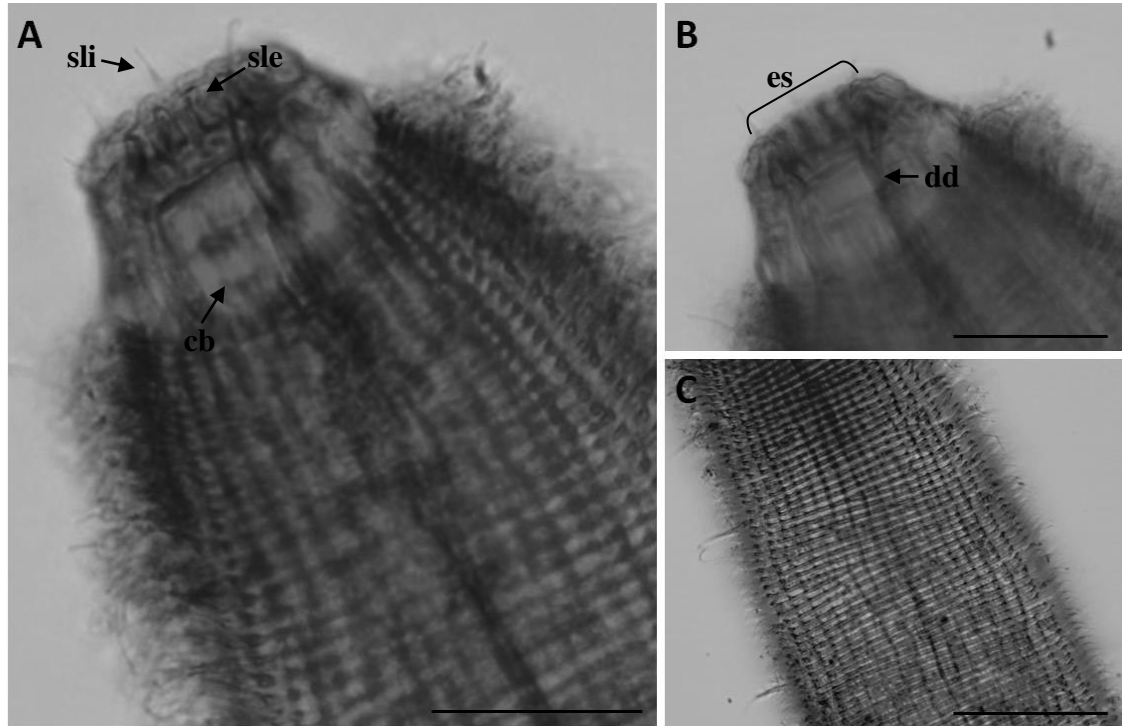


**Fotografía 2. Colecta de sedimento. A: equipos para obtención de sedimento, Brutalis (izquierda) y un multisacatestigos (derecha). B: Llegada del multisacatestigos a bordo.**

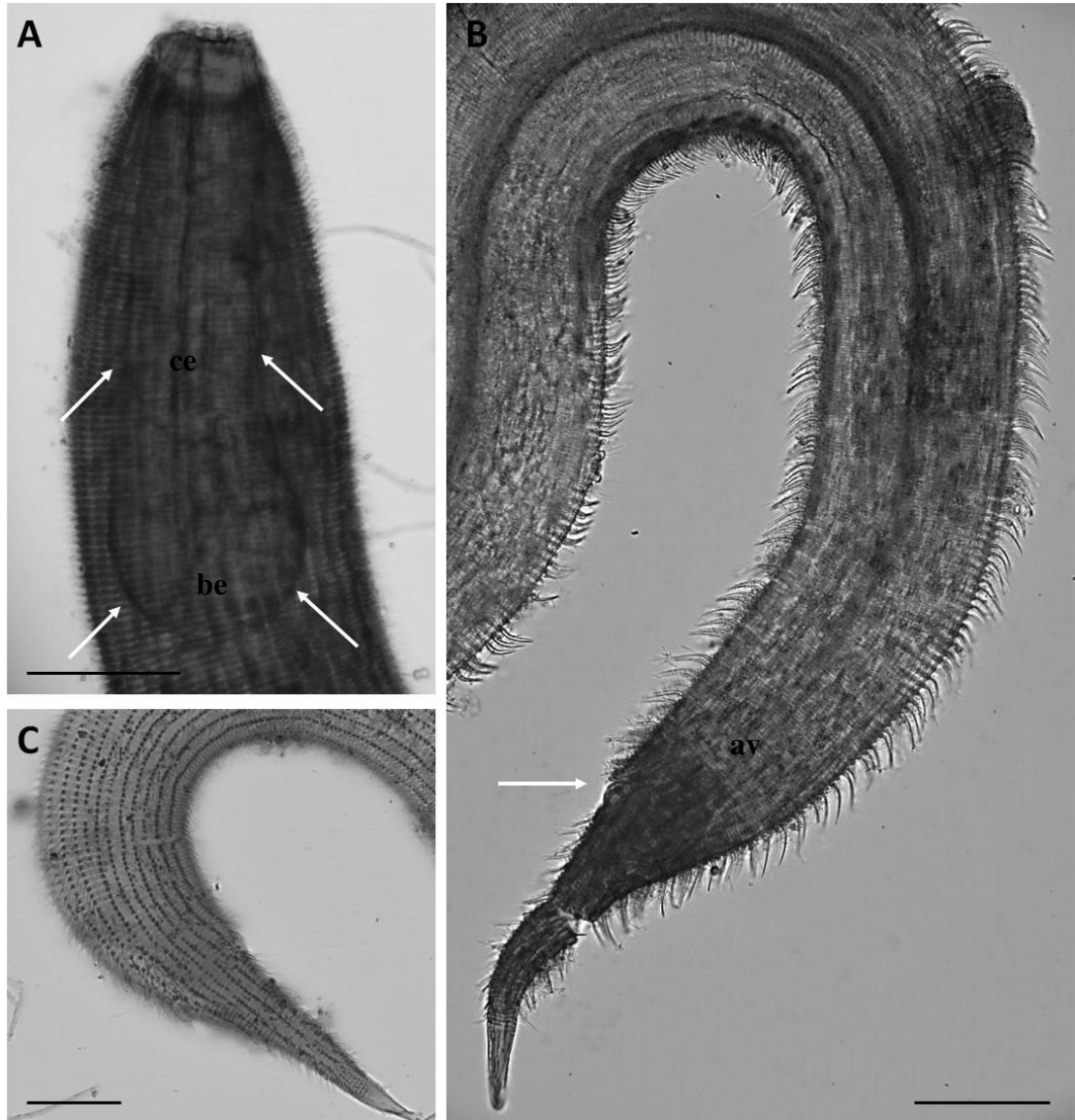
**II. Fotografías microscópicas de la meiofauna metazoaria identificada.  
Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.**



**Fotografía 1. Ejemplar (♀) del nemátodo *Desmotersia levinae*. (A) Cuerpo completo, (B) Región cefálica y detalles de la cutícula anterior, (C) Setas somáticas, región central del cuerpo, (D) Cola y detalles de la cutícula posterior. Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco. Barra de escala: A = 50  $\mu$ m, B-D = 20  $\mu$ m.**

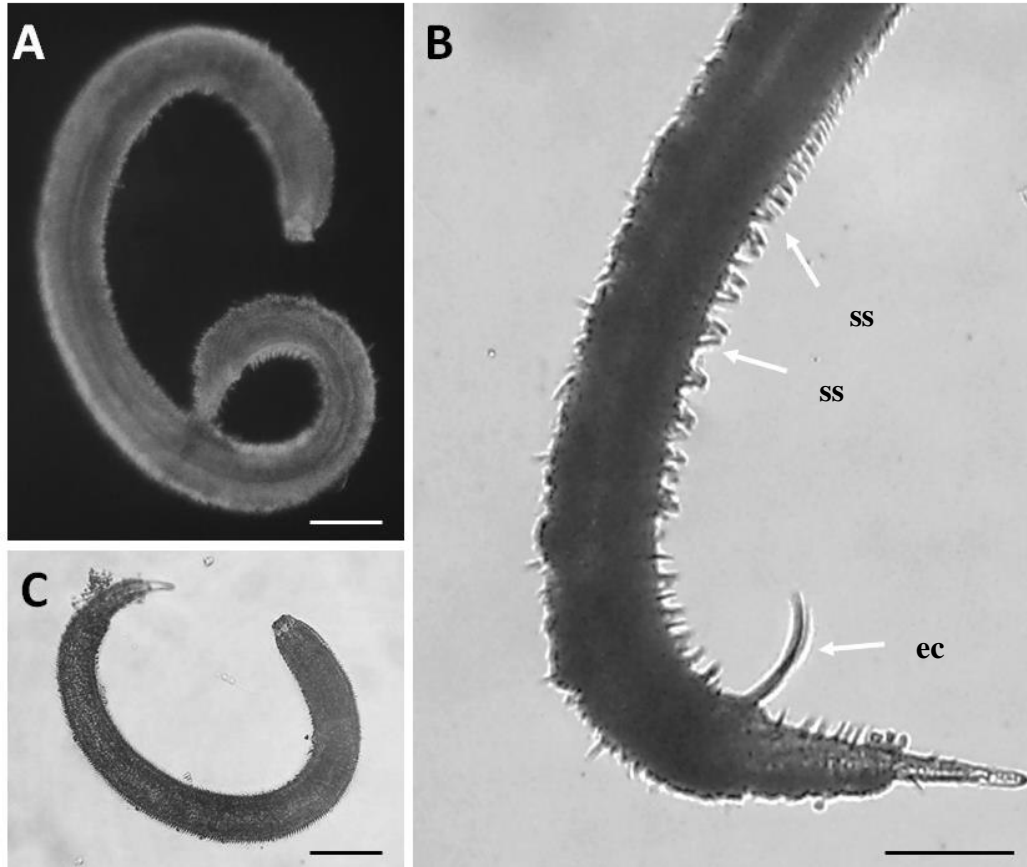


Fotografía 2. Ejemplar (♀) del nemátodo *Desmotersia levinae*. (A) Región anterior del cuerpo, las flechas indican una seta labial interna (sli), seta labial externa (sle) y parte de la cavidad bucal (cb), (B) Región cefálica, se muestra la apertura bucal o estoma (es), la flecha señala un diente dorsal (dd), (C) Detalles de la cutícula media. Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco. Barra de escala: A = 10  $\mu$ m, B = 12  $\mu$ m, C = 15  $\mu$ m.

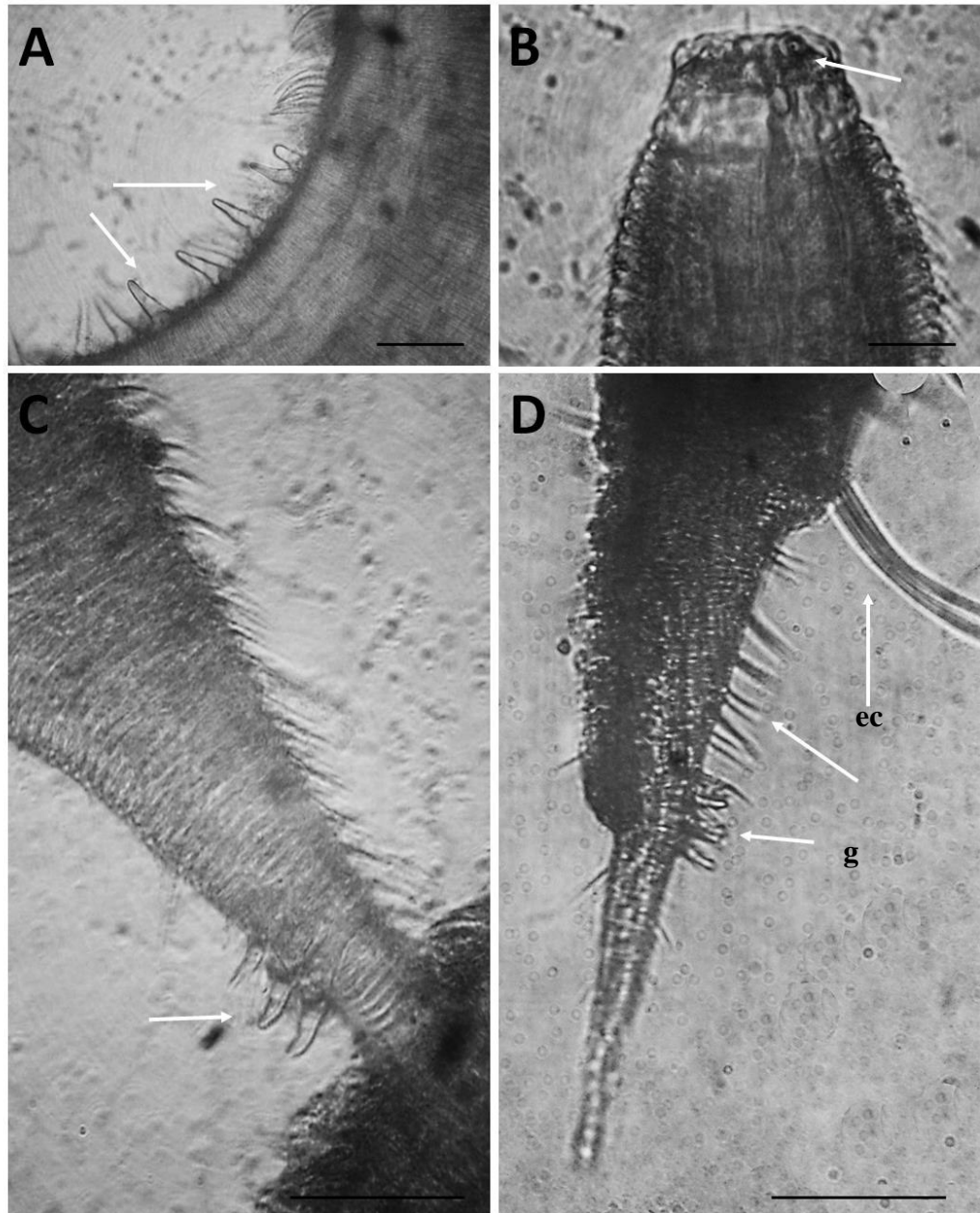


**Fotografía 3. Ejemplar (♀) del nemátodo *Desmotersia levinae*. (A) Cuerpo esofágico (ce) y bulbo esofágico (be), (B) Setas somáticas de las regiones media y posterior, área vaginal (av), (C) Patrón cuticular en primer plano. Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco. Barra de escala: A = 20  $\mu$ m, B = 18  $\mu$ m, C = 12  $\mu$ m.**

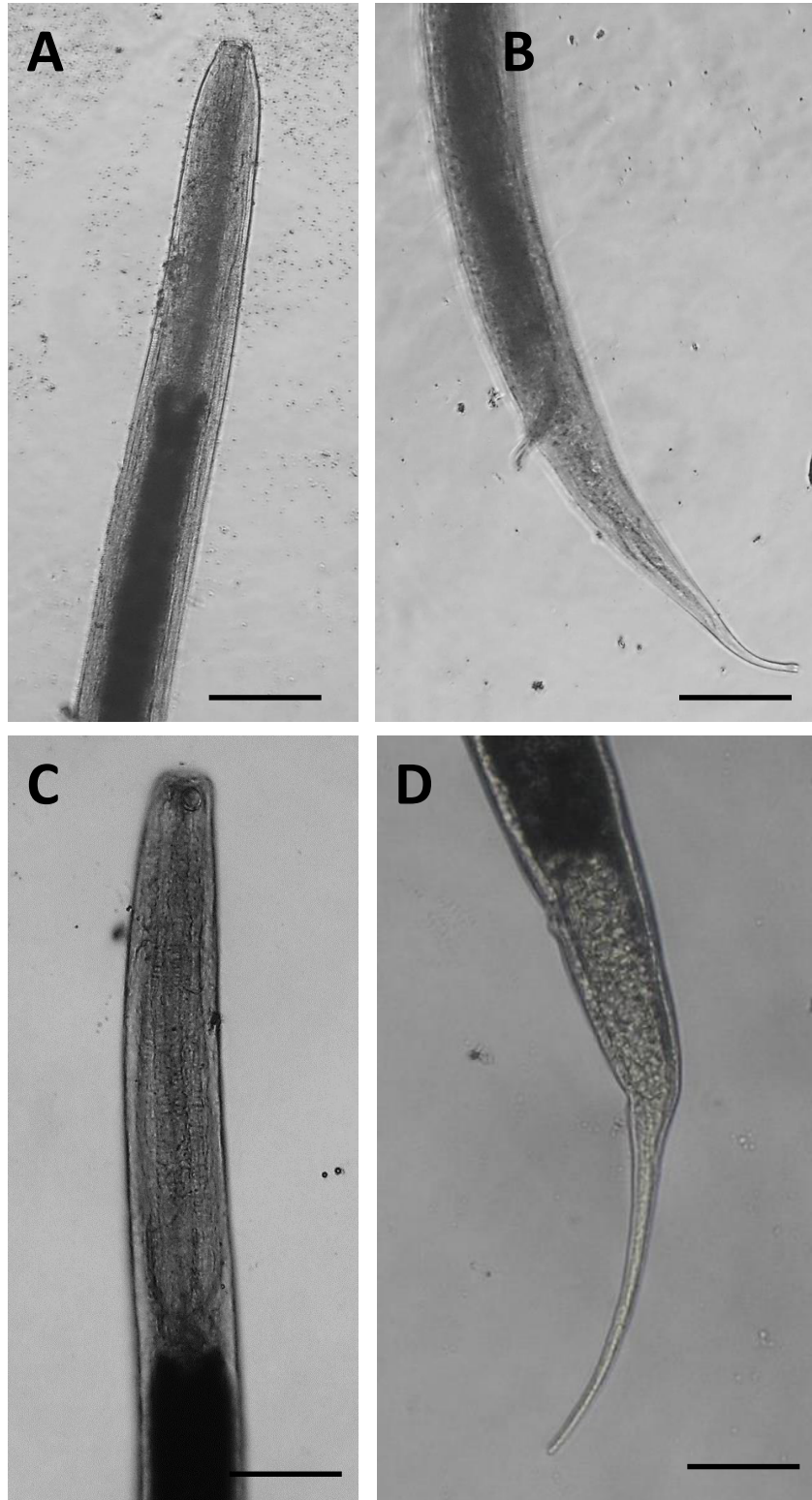




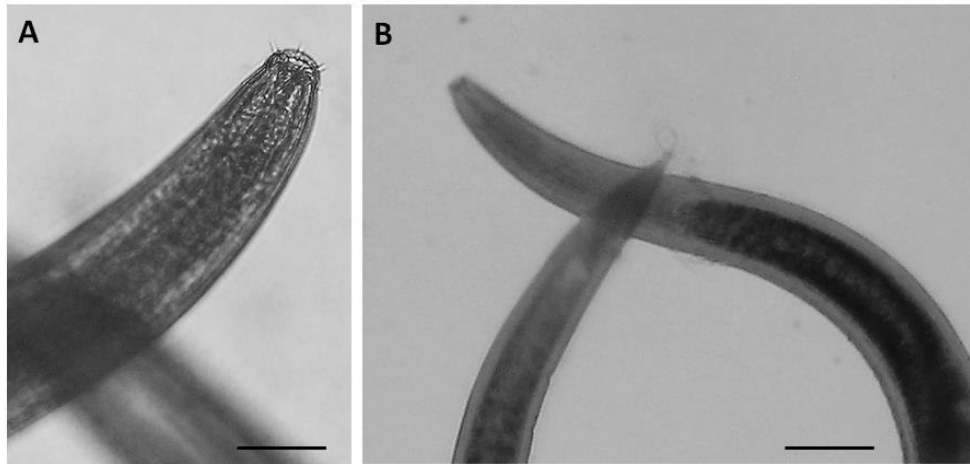
Fotografía 4. Ejemplar (♂) del nemátodo *Desmotersia levinae*. (A, C) Cuerpo completo, (B) Región posterior, las flechas indican setas somáticas (ss) características y la espina copuladora (ec). Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala: A = 50  $\mu$ m, B = 65  $\mu$ m, C = 40  $\mu$ m.



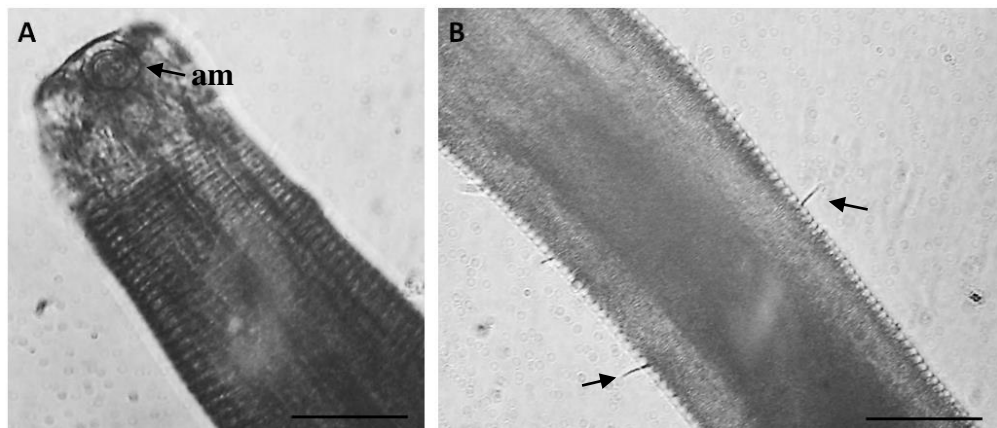
Fotografía 5. Ejemplar (♂) del nemátodo *Desmotersia levinae*. (A) Extensiones setales de la región media, (B) Región cefálica, la flecha indica el poro a nivel de fóvea (C) Cola, la flecha muestra un complejo gubernáculo (D) Cola, espina copulatoria (ec) y gubernáculo (g). Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala: A, B = 10  $\mu$ m, C = 20  $\mu$ m, D = 15  $\mu$ m.



**Fotografía 6. Regiones anterior y posterior de individuos nemátodos de la familia Chromadoridae. Morfotipos I (A-B, Profundidad y Localidad: 185 m, Atico) y II (C-D, Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco). Barra de escala: A-D = 65  $\mu$ m.**



Fotografía 7. Nemátodo de la familia Chromadoridae. Morfotipo III (A-B). Profundidad y Localidad: 273 m, Huacho. Barra de escala: A = 65  $\mu$ m, B = 130  $\mu$ m.

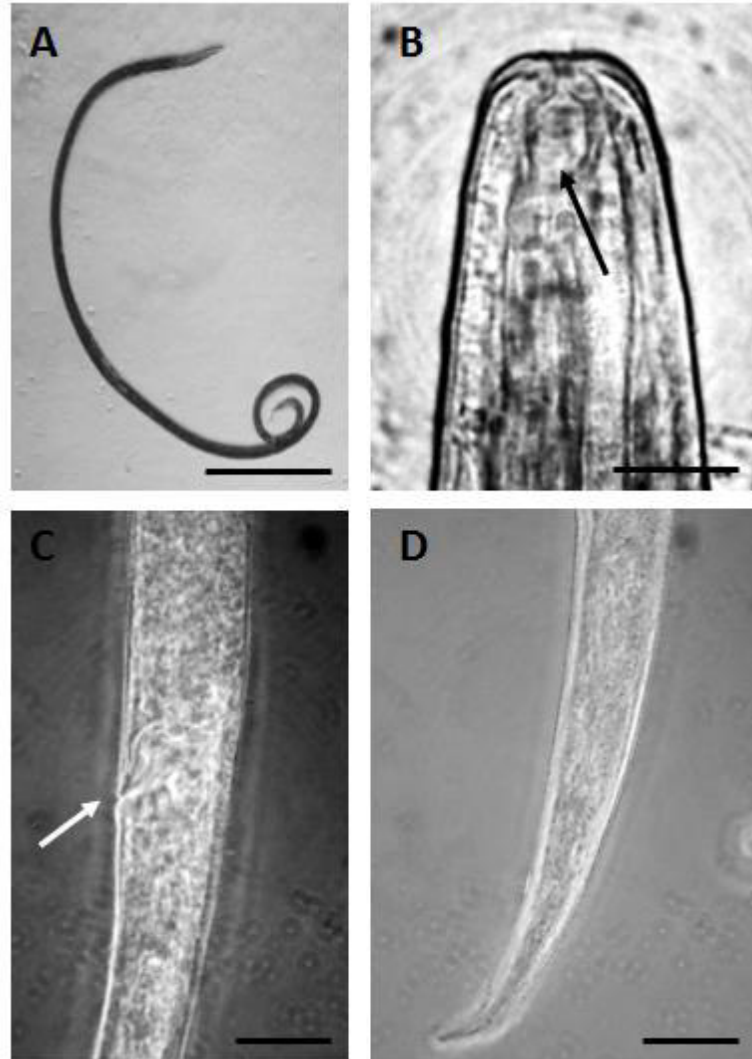


Fotografía 8. Nemátodo de la familia Desmodoridae, género *Chromaspirina*. (A) *amphid* (am), (B) Setas simples de la región media del cuerpo. Profundidad y Localidad: 736 m, Pisco. Barra de escala: A, B = 35  $\mu$ m.





**Fotografía 9. Nemátodo de la familia Desmoscolecidae, (a) cabeza y (b) cola. Las flechas muestran los anillos corporales característicos de la familia. Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala: 20  $\mu$ m.**



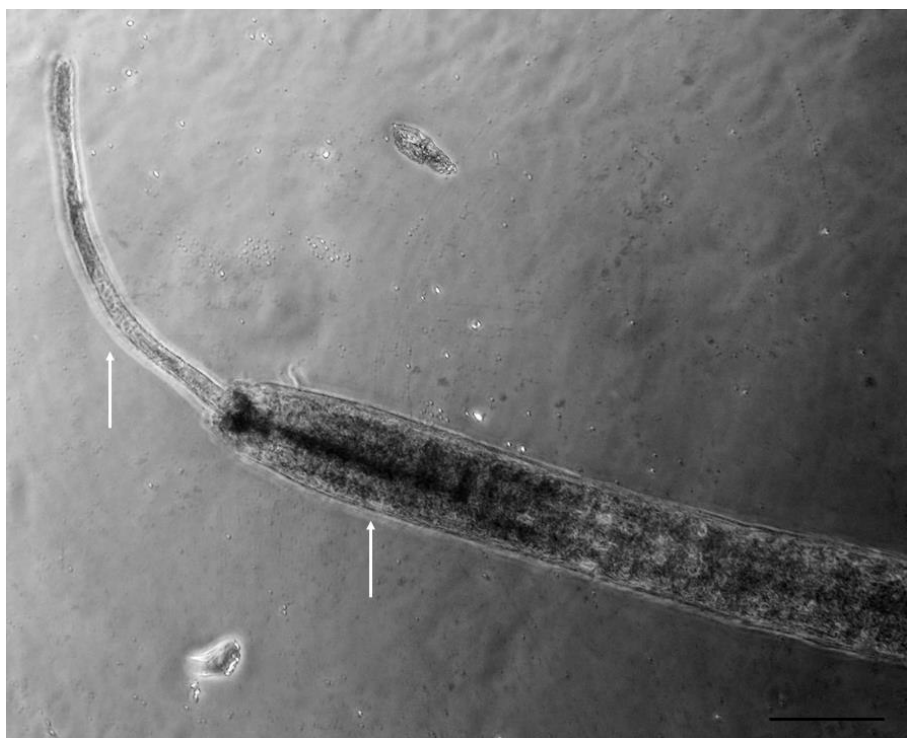
**Fotografía 10. Nemátodo (♀) de la familia Oncholaimidae. (A) cuerpo completo, (B) Región cefálica, la flecha indica la cavidad bucal, (C) vulva, (D) Región posterior (cola). Profundidad y Localidad: 1014 m, Pisco. Barra de escala: A = 180  $\mu$ m, B = 15  $\mu$ m, C-D = 30  $\mu$ m.**



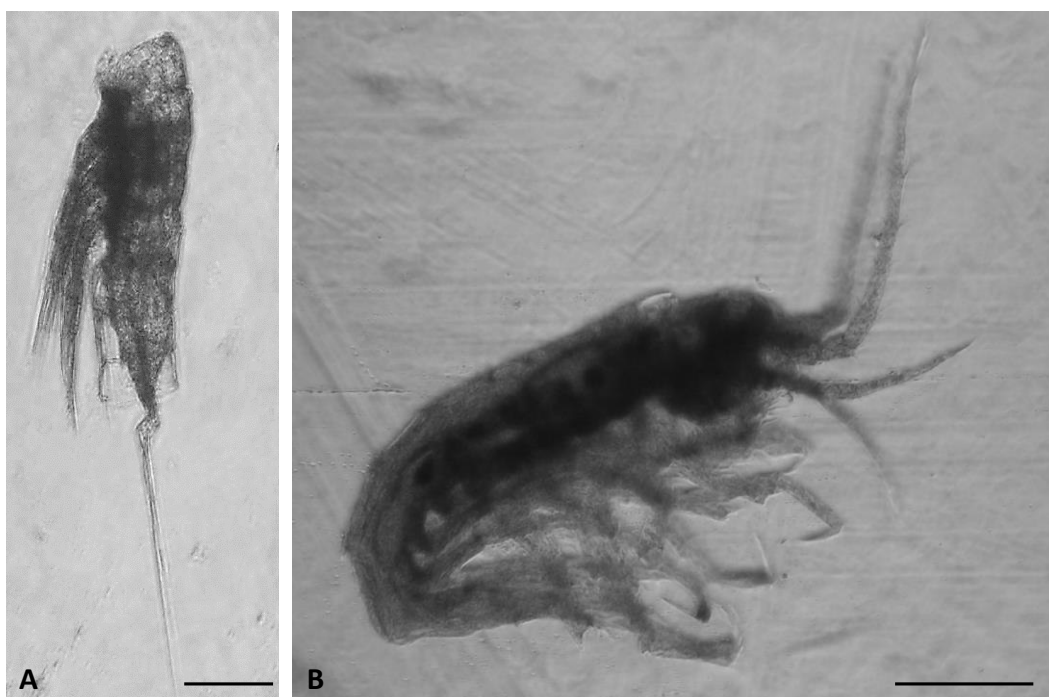
Fotografía 11. Nemátodo (♂) de la familia Desmodoridae. (A) cuerpo completo, (B) Región cefálica, la flecha indica el bulbo esofágico, (C) cabeza, la flecha indica el *amphid*, (D) cola, la flecha indica la espina copulatoria. Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala: A = 45  $\mu$ m, B = 55  $\mu$ m, C = 25  $\mu$ m, D = 10  $\mu$ m.



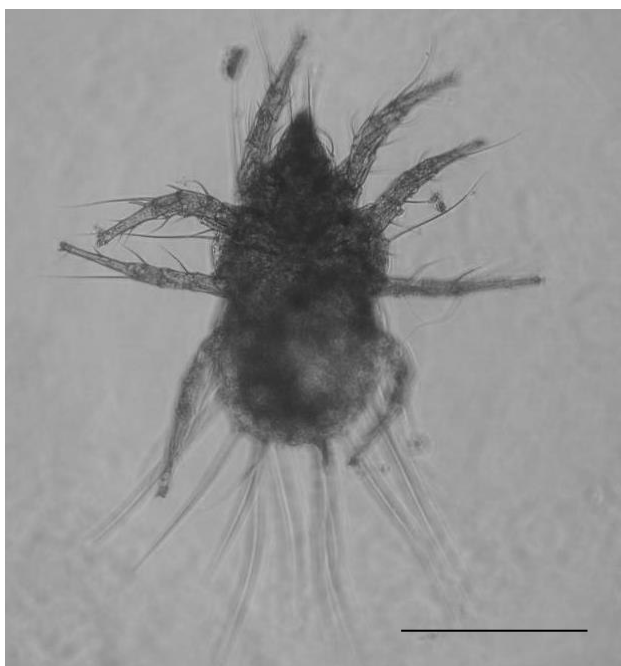
**Fotografía 12. Nemátodo de la familia Oxystominidae. Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala 55  $\mu$ m.**



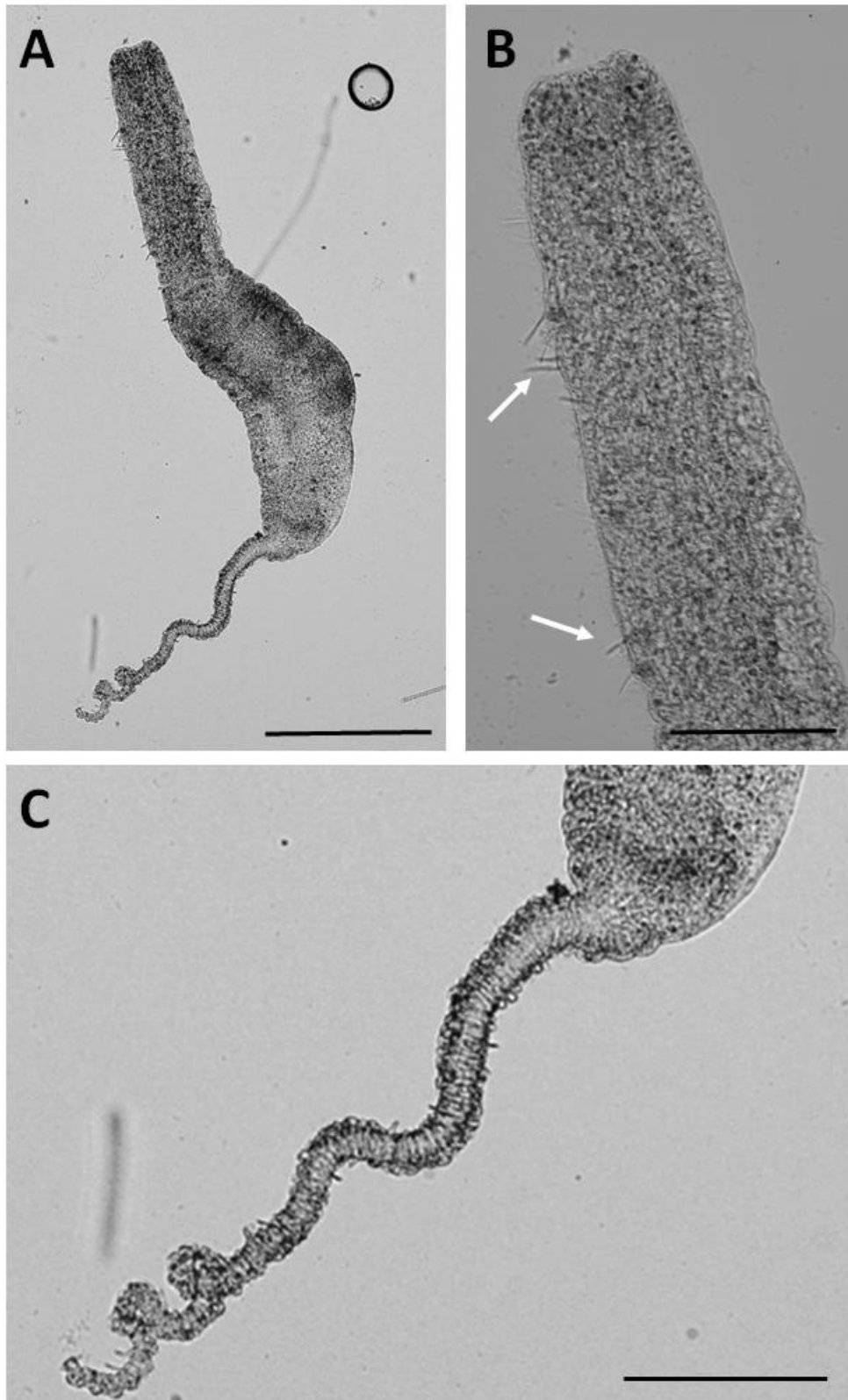
**Fotografía 13. Alimentación. Las flechas indican (de izquierda a derecha) filamento de un alga verdiazul y un nemátodo (no identificado). Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco. Barra de escala: 15  $\mu$ m**



**Fotografía 14. Ejemplares artrópodos de la familia Ectonosomatidae (A) y del Orden Amphipoda (B). Profundidad y Localidad: 138 m, Callao. Barra de escala: A = 45  $\mu$ m, B = 60  $\mu$ m.**

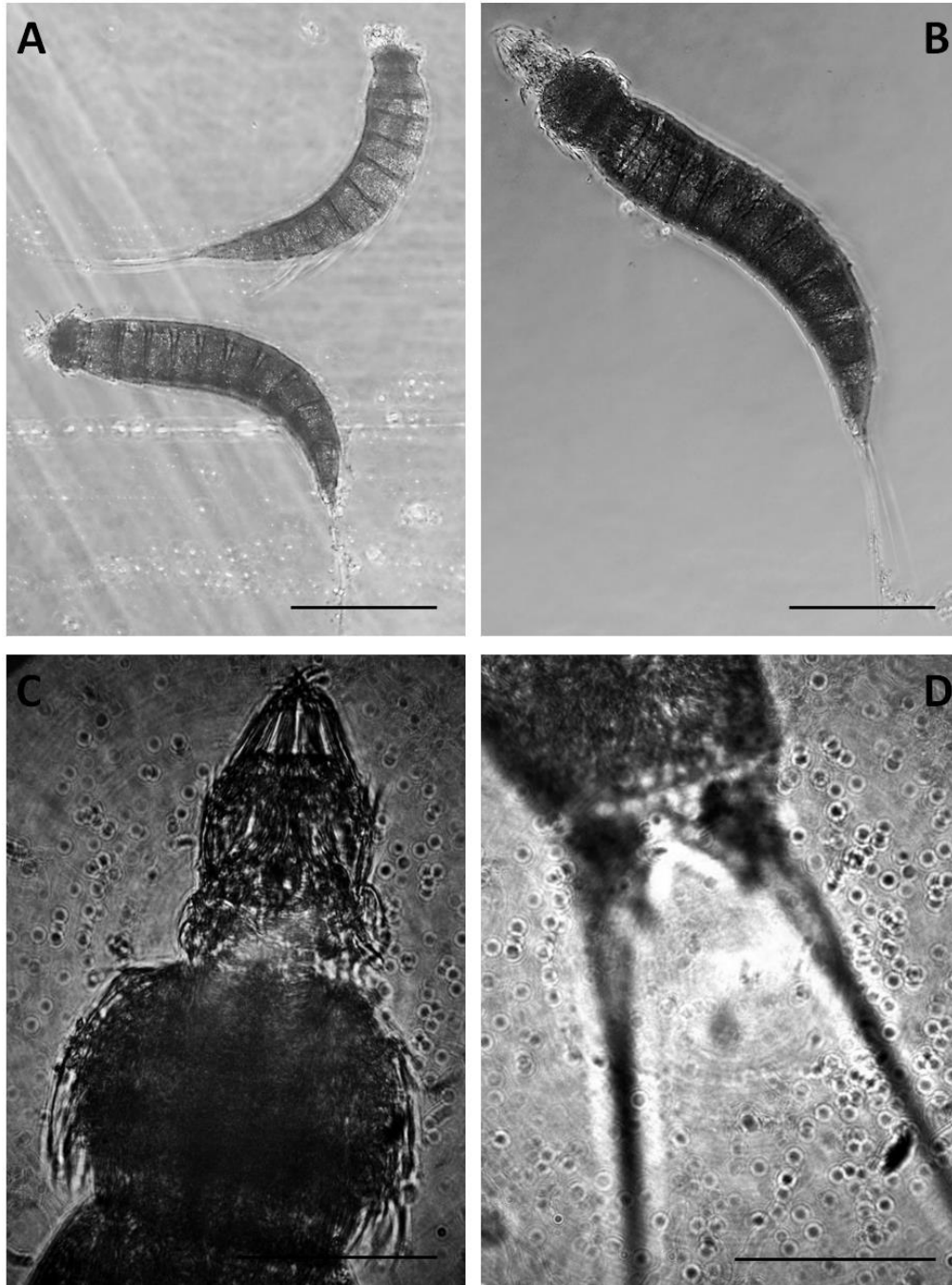


**Fotografía 15. Ejemplar artrópodo de la familia Halacaridae. Profundidad y Localidad: 138 m, Callao. Barra de escala: 50  $\mu$ m.**

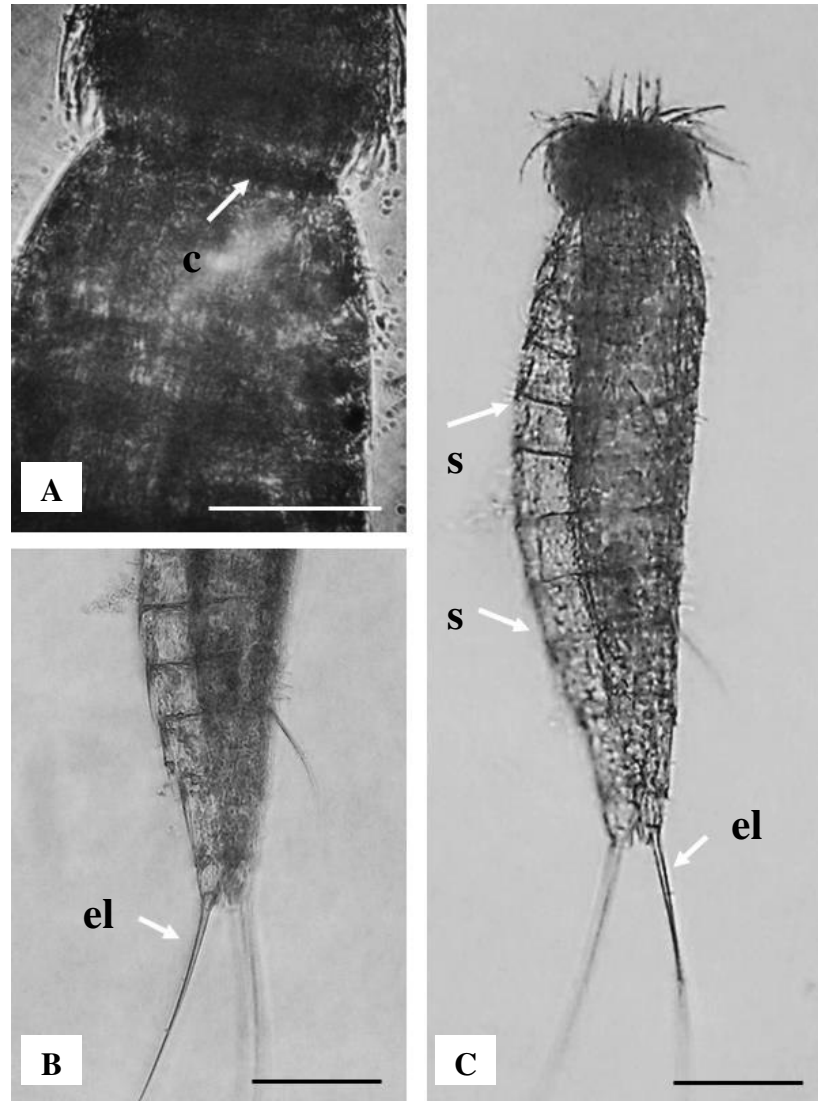


Fotografía 16. *Urodasys* sp. (A) Cuerpo completo, (B) Región cefálica y detalles de las espinas, (C) Cola y detalles de la cutícula posterior. Profundidad y Localidad: 396 m, Pisco. Barra de escala: A = 75  $\mu$ m, B = 20  $\mu$ m, C = 40  $\mu$ m.

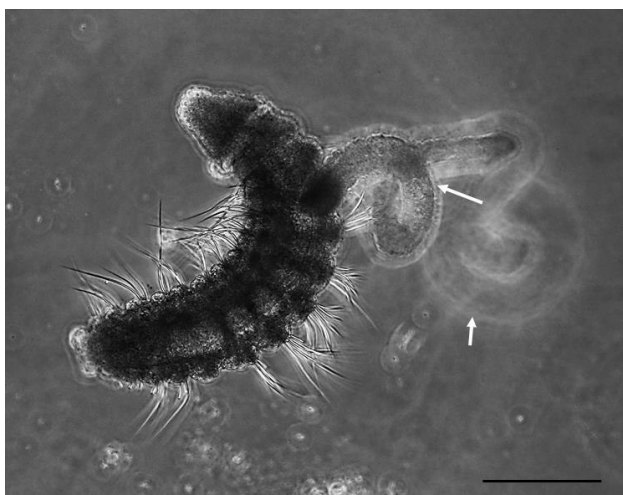




Fotografía 17. *Echinoderes* sp. (A) Cuerpo completo del Morfotipo I, (B) Cuerpo completo del Morfotipo II, (C-D) Morfotipo II, región cefálica y cola bifurcada, respectivamente. Profundidad y Localidad (A): 311 m, Pisco. Profundidad y Localidad (B-D): 185 m, Atico. Barra de escala: A = 50  $\mu$ m, B = 60  $\mu$ m, C = 20  $\mu$ m, D = 18  $\mu$ m.

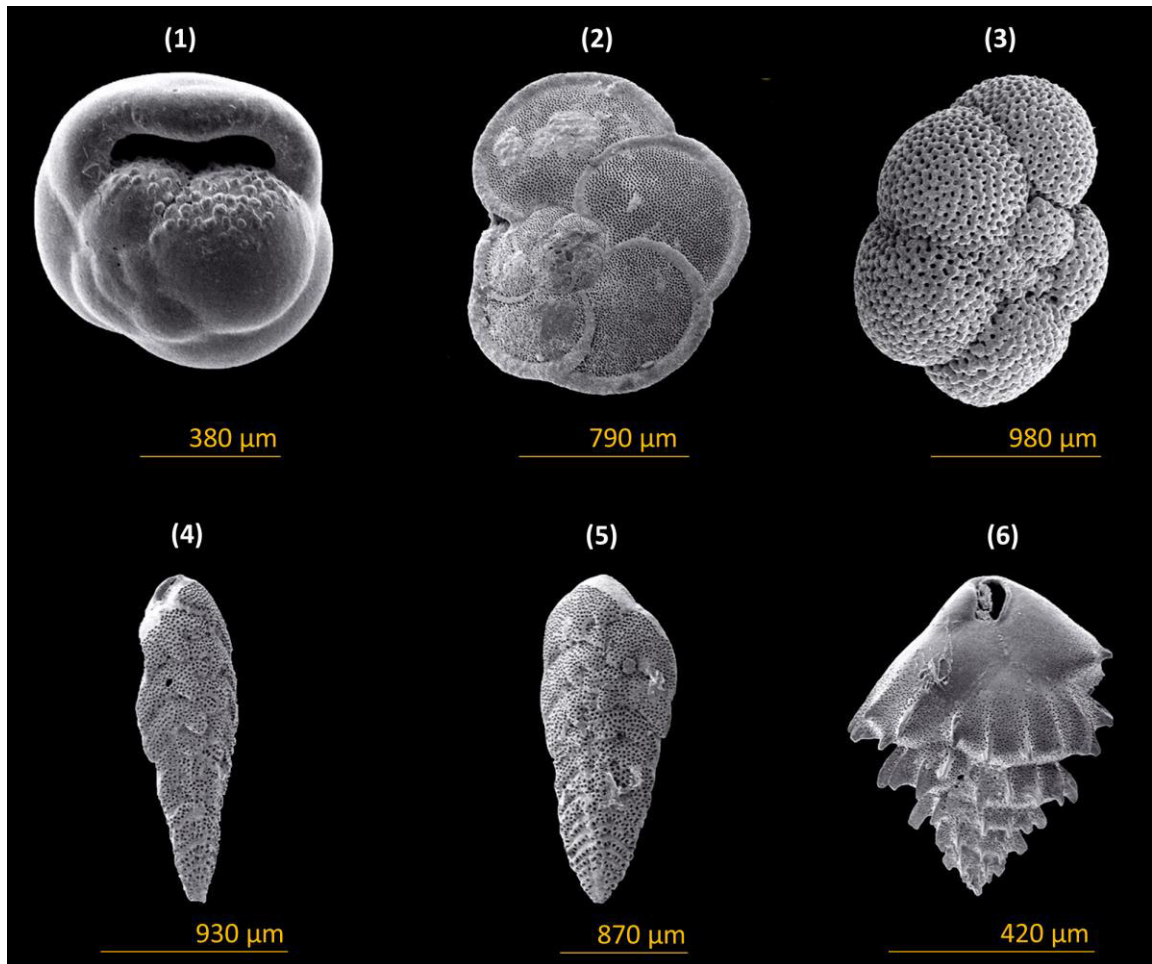


Fotografía 18. *Echinoderes* sp., Morfotipo I. (A) región anular (cuello, c) del organismo. (B) detalle de la espina terminal lateral (el). (C): segmentaciones (s) corporales. Profundidad y Localidad: 311 m, Pisco. Barra de escala: A = 10  $\mu$ m, B-C = 15  $\mu$ m.

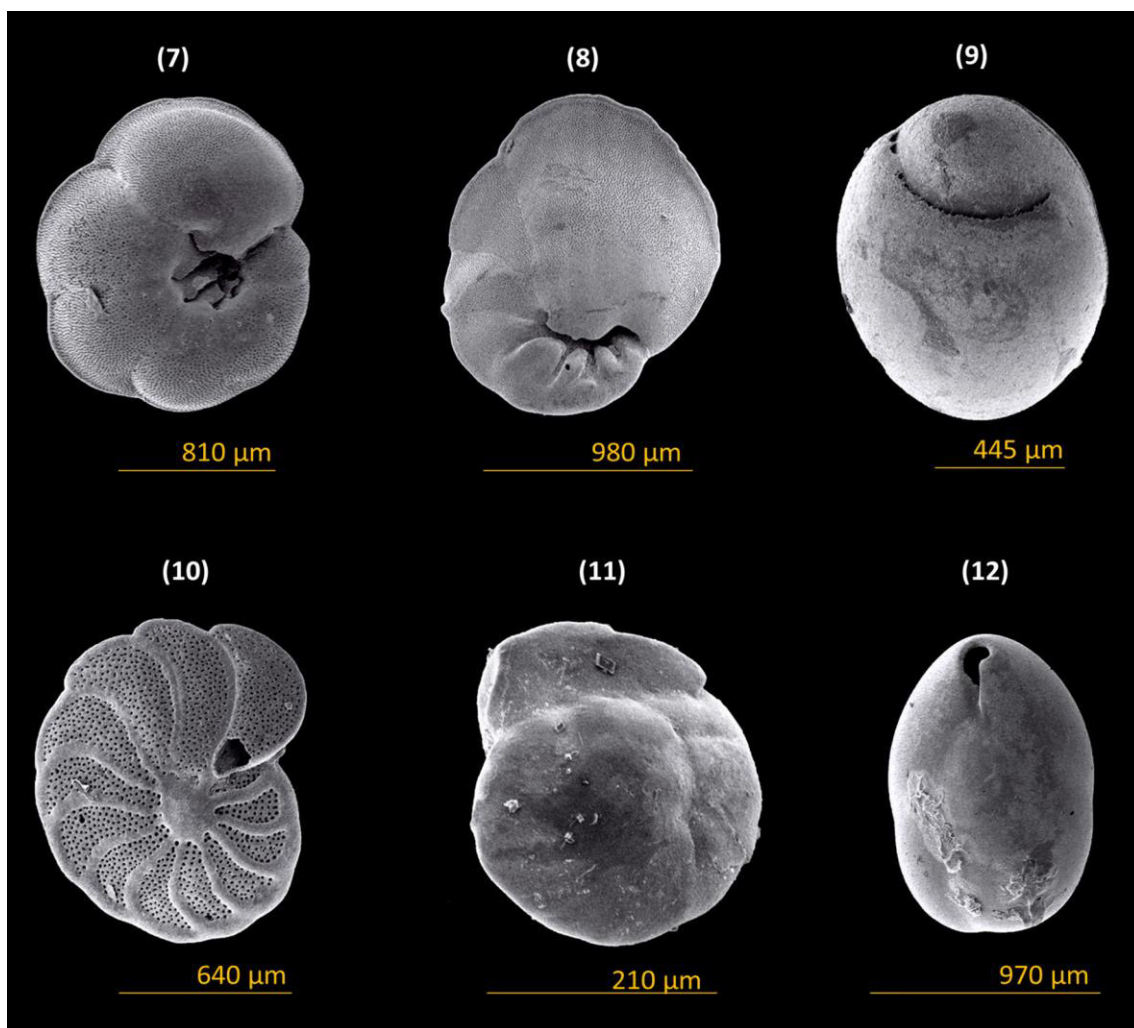


**Fotografía 19. Fase temprana de poliqueto (familia Spionidae). Las flechas indican branquias en desarrollo en los primeros setígeros. Profundidad y Localidad: 138 m, Callao. Barra de escala: 70  $\mu$ m.**

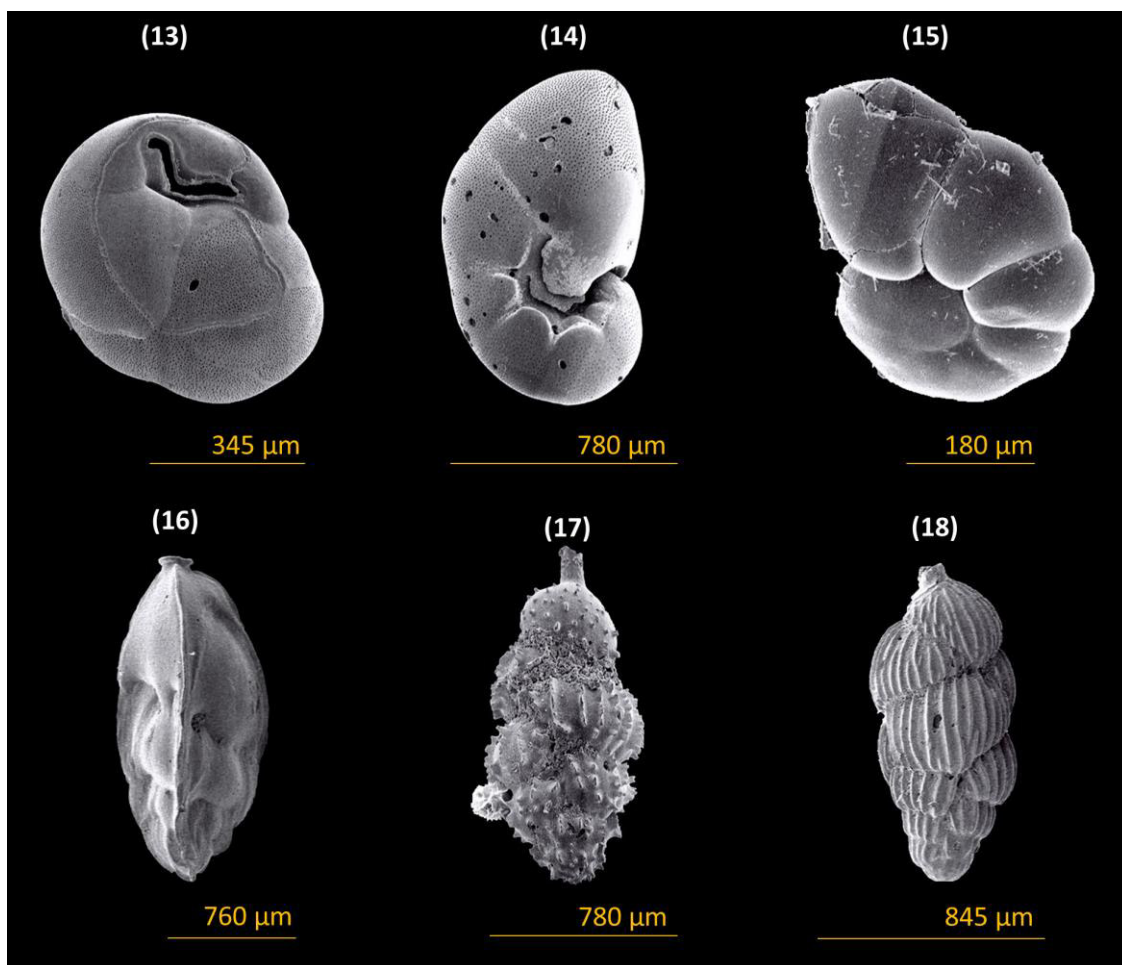
**III. Tafocenosis de foraminíferos calcáreos recientes (meiofauna protozoaria) y sus rangos máximos de tamaño, hallados frente a Huacho (11° S). Crucero Galathea-3. Febrero-Marzo 2007.**



**Placa 1. Fotografías electrónicas de especies de foraminíferos: *Globorotalia inflata* (1), *Globorotalia menardii* (2), *Neogloboquadrina dutertrei* (3), *Bolivina alata* (4), *Brizalina alata* (5), *Bulimina striata* (6). Material fotografiado por M. Hesemann, disponible libremente en la base de datos del Proyecto Foraminifera: <http://www.foraminifera.eu>**



Placa 2. Fotografías electrónicas de especies de foraminíferos (continuación): *Cancris inflatus* (7), *Cancris sagra* (8), *Chilostomella ovoidea* (9), *Cibicides wuellerstorfi* (10), *Eilohedra vitrea* (11), *Globobulimina pacifica* (12). Material fotografiado por M. Hesemann, disponible libremente en la base de datos del Proyecto Foraminifera: <http://www.foraminifera.eu>



Placa 3. Fotografías electrónicas de especies de foraminíferos (continuación): *Globocassidulina* sp (13), *Nonionella* sp (14), *Trifarina angulosa* (15), *Uvigerina bradyana* (16), *Uvigerina mediterranea* (17) y *Valvulineria minuta* (18). Material fotografiado por M. Hesemann, disponible libremente en la base de datos del Proyecto Foraminifera: <http://www.foraminifera.eu>